

*Composition du Conseil d'Administration
de la Société Royale de Botanique de Belgique
pour l'année 1946.*

Président : M. H. KUFFERATH (1945-1946) ;

Vice-présidents : le Rév. Abbé V. JUNGERS, MM. J. LEBRUN et A. MONOYER (1945-1946) ;

Secrétaire : M. E. MARCHAL (1943-1948) ;

Secrétaire-adjoint : M. F. DEMARET.

Trésorier-Bibliothécaire : M. E. VAN AERDSCHOT (1943-1948) ;

Membres : M^{lle} BALLE, MM. F. DARIMONT et M. V. LATHOUWERS (1944-1946) ;

MM. J. LOUIS, P. PRÉVOT, et P. VAN OYE (1946-1947) ;

MM. M. HOMÈS, P. MARTENS et C. VANDEN BERGHEN (1946-1948).

BULLETIN DE LA
SOCIÉTÉ ROYALE DE BOTANIQUE
DE BELGIQUE

BULLETIN
DE LA
**Société Royale de Botanique
de Belgique**

ASSOCIATION SANS BUT LUCRATIF

fondée le 1^{er} Juin 1862.

Publié avec l'aide de la Fondation Universitaire de Belgique.

TOME LXXIX
DEUXIÈME SÉRIE — TOME XXIX

BRUXELLES
AU SIÈGE DE LA SOCIÉTÉ: JARDIN BOTANIQUE DE L'ÉTAT

1947

ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DU 3 FÉVRIER 1946.

Présidence de M. H. Kufferath, président.

La séance est ouverte à 15 h. 15.

Sont présents : M. Ansiaux, M^{lle} Balle, MM. Boutique, Castagne, Demblon, Darimont, Daumont, Duvigneaud, Ernould, le rév. Frère Ferdinand, MM. Gille, Homès, Hauman, Hendrickx, le rév. Abbé Jungers, MM. Kufferath, Lawalrée, Lebrun, J. Louis, Marlier, Martens, Molle, Monoyer, Mullenders, Robyns, Symoens, Van Aerdschot, Vanden Berghen, van Oye, M^{lle} Van Schoor, M. Wiame et le secrétaire.

On fait excuser leur absence : MM. Bouillenne, De Wildeman, M^{lle} Fritsché. M. Lathouwers.

M. Matagne, empêché, fait part, dans une lettre, d'observations floristiques effectuées sur diverses espèces du genre *Symphytum* et sur *Corydalis ochroleuca*.

L'assemblée approuve les comptes de 1945 et le projet de budget pour 1946, présentés par le Conseil d'Administration.

Elle fixe à 100 frs le taux de la cotisation pour l'année 1946.

M. le professeur Homès, président de la Commission spéciale d'enquête sur les cas d'incivisme donne connaissance du rapport sur l'activité de ce collège, lequel est approuvé par l'assemblée.

Il est ensuite procédé aux élections statutaires ; MM. M. Homès, P. Martens et C. Vanden Berghen sont élus membres du Conseil d'Administration pour les années 1946-1948.

Le Président annonce la constitution de la Commission des publications dont la création avait été décidée antérieurement.

Sur proposition du Conseil d'Administration, amendée par l'Assemblée, cette commission est composée de M. H. Kufferath, président, de MM. L. Hauman, M. Homès, E. Van Aerdschot, C. Vanden Berghen, P. van Oye, membres et Marchal, secrétaire.

L'assemblée entend ensuite les communications suivantes :

M. M. Homès. — Toxicité, Antagonisme et perméabilité (voir le bulletin p. 5).

M. J. Louis. — Les sciences phytotechniques en Grande Bretagne pendant la guerre.

M. Louis rend compte de la mission d'information scientifique effectuée par lui en Grande-Bretagne sous l'égide du Fonds National de la Recherche scientifique et qui portait sur l'Agronomie, les Sciences forestières et une partie de la Botanique (Systématique, Écologie, Phytogéographie).

Il analyse sommairement les manifestations de l'activité remarquable déployée dans ces domaines par les institutions suivantes qu'il a visitées :

1. Rothamsted experimental Station, Harpenden.
2. Plant Pathology Laboratory, Harpenden.
3. School of Agriculture, University of Oxford.
Imperial Forestry Institute, Oxford.
4. School of Agriculture, University of Cambridge.
Imperial Bureau of Plant-Breeding and Genetics, Cambridge.
5. School of Agriculture, University of Reading.
6. East Malling Research Station (Kent).
Imperial Bureau of Tropical Crops and Horticulture.
7. Botanical Department of the British Museum, London.
8. Herbarium of the Royal Botanical Gardens, Kew.
9. Imperial Mycological Institute, Kew.

Il termine en émettant les considérations générales suivantes :

En ce qui concerne les établissements d'instruction, retenons seulement, dans le cadre de ce rapport et dans les limites de notre domaine, le souci partout présent de rendre l'enseignement des sciences aussi vivant que possible. Cette préoccupation est sensible dans la large part accordée aux exercices de laboratoire, aux excursions et aux démonstrations, où les étudiants peuvent examiner, analyser et manipuler de façon tangible, *in vivo* et *in situ*, ce qui fait la matière de leurs cours et arriver ainsi à affermir les notions qui leur ont été exposées par ailleurs théoriquement.

La tenue des étudiants, leur correction, leur dignité, leur application au travail et, dans l'ensemble, leur maturité d'esprit sont un sujet de surprise qui n'est pas sans éveiller en nous, il faut bien le dire, certaines comparaisons fâcheuses pour notre amour-propre national. La constante volonté, chez les professeurs, de veiller tant au perfectionnement moral qu'à la formation intellectuelle de leurs élèves est pour une bonne part dans l'épanouissement de ces qualités, de même sans doute que le système de résidence des jeunes gens dans des collèges au bon renom desquels ils sont fort attachés.

Les britanniques ont bien compris dans quelle mesure l'investigation féconde le haut enseignement, aussi font-ils le nécessaire pour la développer dans leurs écoles : on est frappé du nombre de lecteurs, d'assistants et de préparateurs adjoints aux chaires, et l'on sent partout la préoccupation de ne pas soumettre le corps professoral à des charges didactiques excessives qui risqueraient de ralentir, sinon de paralyser complètement leur activité scientifique (le staff comporte, pour la Botanique, un effectif enseignant de quatorze unités à l'Université de Cambridge et de trois à la Faculté d'Agronomie de Reading). Ajoutons à cela le sens aigu de l'Empire qu'on perçoit chez tous les éducateurs, et signalons en particulier, dans cet ordre d'idées, l'intérêt suscité par les recherches propres aux territoires d'outremer où une bonne partie du personnel universitaire a séjourné et travaillé. Disons enfin le soin que le Gouvernement apporte dans le recrutement de ses fonctionnaires agronomes et forestiers coloniaux, dont les études sont coupées, comme nous l'avons vu, par un stage d'une à trois années dans les régions tropicales.

A considérer spécialement les institutions de recherche, on constate qu'elles ont poursuivi leur tâche et maintenu leur niveau de production scientifique au cours de la guerre. Le travail n'a été contrarié que pour certaines disciplines, comme la Systématique, par l'absence sur place des collections d'étude qu'on avait mises à l'abri et que cette mesure forcée de précaution a d'ailleurs sauvegardées dans leur quasi-intégrité, sans qu'aucun « type » en tout cas soit détruit, si bien que la Grande-Bretagne sort d'une période de bouleversement universel avec un patrimoine scientifique intact. A cette exception près, la guerre n'a réduit en rien l'activité des chercheurs, au contraire. Elle l'a seulement canalisée, et souvent tendue à un degré aigu, vers la solution de problèmes à portée pratique et immédiate, tels qu'on posaient dans tous les ressorts les nécessités pressantes de la vie nationale. Elle a, du même coup, relégué à l'arrière-plan les travaux proprement théoriques, ou d'ordre spéculatif, ou de nature académique, et il semble, d'après les informations recueillies par nous, qu'il en a été de même, mais dans une moindre mesure, aux États-Unis.

Ce qui frappe, dans les laboratoires, c'est d'abord l'organisation du travail et les moyens dont ils disposent en crédits, en équipement, et aussi, si l'on tient compte de la mobilisation intégrale du pays, en personnel, ce dernier ayant même été souvent renforcé dans ses effectifs. C'est en outre le fait que, dans les vastes institutions comme la station de Rothamsted, les divers secteurs de l'activité ne sont pas fermés les uns aux autres, mais reliés entre eux par un sentiment de solidarité scientifique qui favorise les échanges de vue, stimule l'intérêt réciproque et vivifie le travail de la communauté. Au total, on peut dire que, à l'échelon des laboratoires, se manifeste partout l'esprit d'équipe, à celui des institutions, l'esprit de corps, et à celui du pays, le sens de la grandeur.

Ces laboratoires sont nantis de l'outillage le plus moderne. Les collections, pour les sciences qui en comportent, vont sortir indemnes de leurs retraites et les bibliothèques vont regarnir leurs rayons. Les chercheurs sont à leur poste ou, si les services de guerre ont temporairement fait appel à leur spécialité, sur le point de renouer leur fonction et de repartir, bien entraînés, sans perte de temps et avec des moyens adéquats, vers de nouvelles réalisations fructueuses.

Par ailleurs, le pays a conservé sa structure bien ordonnée et bien disciplinée. Il a vu se confirmer partout le sens du devoir, les vertus civiques, le souci du bien collectif si naturellement vif chez les britanniques. Il sort de l'épreuve grandi matériellement et enrichi dans son capital spirituel, prêt à aborder les tâches constructives de la paix avec une âme retrempée et un potentiel scientifique accru.

Quelles leçons pouvons-nous tirer de l'exemple anglais ? — Il en est plus d'une qui sera apparue, au cours de ce rapport, sans qu'il soit besoin de la formuler, mais nous voudrions souligner ici celle qui, à notre avis, s'impose avec une évidence impérative pour notre haut enseignement et notre appareil scientifique ; c'est à savoir qu'il nous faut veiller, avec la plus grande attention, à ne pas nous laisser distancer brusquement dans ces domaines, comme et plus peut-être que dans les autres, et ne pas nous condamner à faire, avec des crédits dérisoires, des effectifs insuffisants et des équipements démodés, un travail médiocre et, si nous osons dire, de la science au rabais.

A propos de la communication de M. Louis, M. Hendrickx fait part de quelques observations effectuées au Congo belge sur le comportement de *Phytophthora infestans*, le mildiou de la Pomme de terre.

M^{lle} E. Fritsché (travail présenté par le secrétaire). — *Sagina procumbens*. — Organograpnie. — Ethologie (voir le bulletin p. 27).

M. C. Vanden Berghen. — Note sur quelques Hépatiques (voir le bulletin p. 33).

M. Lebrun, s'enquiert du prix de vente des bulletins en série ou en tomes isolés et suggère l'idée de faire figurer les offres sur la couverture de la publication (renvoyé à la Commission des publications).

M. le président donne lecture d'une lettre du rév. Abbé Jungers, vice-président, dans laquelle ce dernier attire l'attention sur la situation qui résultera du transfert à Meyss du Jardin Botanique de l'État, en ce qui concerne notamment la consultation de la bibliothèque de la société.

Cette très importante question fera l'objet d'un examen attentif de la part du Conseil d'Administration de la société.

L'assemblée sanctionne l'admission des personnes suivantes en qualité de membres de la société.

Brizon M^{me}, 52, rue du Mont Rose, Bruxelles, présenté par MM. Marchal et Van Aersdshot ;

De Wyngaert, Ch. 299, Avenue Georges Henry, Woluwe St Lambert-Bruxelles, présenté par M. Conard et M^{lle} Gremling ;

Doumont Léonard, 22, rue de Vedrin, Bommel-lez-Namur, présenté par MM. Heinemann et Vanden Berghen ;

Molle André, étudiant, 67, rue de la Réforme, Bruxelles, présenté par MM. Homès et Ansiaux ;

Pigneur, le rév. Abbé, professeur au Petit séminaire de Floreffe, présenté par le rév. Abbé Jungers et M. Robyns ;

Ringoet, A., Ingénieur chimiste agricole, licencié en Sciences, 468, Groote Steenweg, Berchem-lez-Anvers, présenté par MM. Lebrun et Louis ;

Sougnez, N. 229-231, rue Pisseroule, Dison-lez-Verviers, présenté par MM. Lawalrée et Van Aersdshot ;

Tournay, étudiant, 59, rue du Progrès, Boussu-lez-Mons, présenté par MM. Martens et Robyns.

La séance est levée à 17 h. 15.

TOXICITÉ, ANTAGONISME ET PERMÉABILITÉ

par **Marcel V. L. HOMÈS**

Professeur à l'Université de Bruxelles

I. — POSITION DU PROBLÈME

Les phénomènes d'antagonisme entre ions présents dans une solution ont été mis en évidence notamment par LOEB, (9) (1) LILLIE (8) et RABER (14 et 15). Ultérieurement, ils ont été mis en rapport avec la perméabilité cytoplasmique par OSTERHOUT qui a fait du phénomène une étude détaillée basée principalement sur les mesures de conductivité électrique des tissus végétaux. Cette étude conduisit OSTERHOUT à formuler une théorie de l'action toxique et de l'antagonisme basée essentiellement sur l'hypothèse de la constitution d'un composé des ions en présence et d'une substance présente dans la cellule. Cette substance ferait elle-même partie d'une chaîne de réactions biochimiques et la valeur des constantes de vitesses des diverses étapes de cette chaîne déterminerait l'équilibre normal de la cellule. Toute modification de l'une ou l'autre de ces constantes modifie cet équilibre, ce qui se traduit par une altération plus ou moins profonde des propriétés cellulaires. Le composé dont il est question plus haut aurait la propriété essentielle de déterminer le degré de perméabilité du cytoplasme. Le changement des proportions existant entre les ions présents dans le milieu extérieur modifie la constitution de ce composé et, par voie de conséquence, la perméabilité cellulaire. Les manifestations de toxicité sont concomitantes de ces variations de perméabilité.

Ce rappel a été donné parce que la théorie d'OSTERHOUT est, sinon la plus démontrée, tout au moins la plus élaborée de toutes celles qui se rapportent à l'antagonisme et qu'elle met ce phénomène nettement en rapport avec les propriétés de perméabilité particulières qui caractérisent le cytoplasme vivant. Mais rappelons que ce n'est pas la seule théorie émise. Citons notamment l'explication de HURD-KARRER (7) basée sur la substitution entre éléments chimiques voisins entrant dans la constitution de molécules synthétisées (explication incomplète, mais non sans rapport avec celle d'OSTERHOUT) et celle plus ancienne de LILLIE, (8) toujours assez voisine dans son esprit, mais caractérisée par l'importance qu'elle attribue à la solu-

(1) Les chiffres gras renvoient à l'index bibliographique.

bilité ou l'insolubilité des composés résultant de l'action des divers ions. Rappelons que LILLIE attribue déjà à ce caractère d'insolubilité un effet sur la perméabilité cytoplasmique et qu'OSTERHOUT a donc essentiellement développé et précisé ce point de vue.

Enfin signalons les observations de MAUME et DULAC (10 et 11) ^f qui mettent en rapport l'antagonisme avec le degré de dissociation et qui situe le mélange balancé dans les proportions des divers sels telles que les degrés de dissociation soient identiques. Cette conception qui gagnerait à être illustrée d'exemples plus divers et plus précis ne fournit par ailleurs pas d'explication spéciale du mécanisme intime de l'action antagoniste et la constatation peut être exacte sans infirmer l'une des théories préexistantes.

Rappelons en quoi réside l'essentiel du phénomène d'antagonisme, en conformité avec la conception de RABER et d'OSTERHOUT. Soient deux cations ayant chacun, à l'état isolé (sous forme de chlorure par exemple) un effet toxique, sur un tissu et admettons que cet effet toxique soit susceptible d'une mesure quantitative (Pour les deux autres auteurs cités, notamment, la mesure réside en la détermination de la résistivité électrique du tissu).

Si des solutions de ces deux ions ont même toxicité et si les toxicités étaient indépendantes et additives, tout mélange de ces deux solutions aurait même toxicité que chacune d'elles. Or il n'en est rien. L'expérience montre que les mélanges ont tous une toxicité moindre que chacun des constituants. Un diagramme exprimant la toxicité en fonction des proportions des constituants n'est donc pas une droite horizontale, mais une courbe continue inférieure à cette droite sur le diagramme et présentant nécessairement un minimum.

Par un raisonnement analogue, si les deux solutions constituantes n'avaient pas même toxicité mais si leurs toxicités étaient indépendantes et additives, le diagramme en question serait une droite oblique joignant les valeurs des deux toxicités extrêmes. Or ici l'expérience montre qu'il est en fait une courbe continue, convexe vers le bas et présentant un minimum.

Le minimum de ces courbes correspond donc à une solution de proportions définies et dans laquelle le tissu est le moins affecté. Cette solution la moins toxique est dite « solution balancée ».

Enfin, notons que la mesure peut s'exprimer par une grandeur inverse de la toxicité et dans ce cas les raisonnements précédents restent valables mais la courbe d'antagonisme a sa convexité tournée vers le haut et présente un maximum correspondant à la solution balancée (C'est le cas si l'on mesure la résistivité du tissu qui est d'autant plus basse que le tissu est plus voisin de la mort).

* * *

Un point important de la conception d'OSTERHOUT sur l'antagonisme réside en ce que, selon lui, les ions peuvent se ranger en deux classes, tous les ions de l'une étant susceptibles d'agir comme antagonistes de tous les ions de l'autre, au sens

où le phénomène vient d'être défini. Nous avons nous même étudié ailleurs divers cas d'antagonisme (4 et 6) et nous sommes arrivé à la conviction que tout couple d'ions peut produire des manifestations d'antagonisme et que seules les proportions du mélange balancé et l'importance de l'antagonisme dépendent de la nature propre des ions considérés. Si cette conception est exacte, celle d'OSTERHOUT exprimerait le fait qu'entre les deux classes d'ions qu'il définit, l'antagonisme est intense alors que, entre ions d'une même classe, l'antagonisme serait faible. Il serait ainsi possible de concilier les deux conceptions.

* * *

Un autre point important de la théorie communément admise veut que, dans le mélange balancé, la perméabilité cytoplasmique présente un minimum ; la toxicité se marquant par une élévation de la perméabilité. Nos expériences (4) mettent en évidence une accumulation maximale dans les tissus plongés dans un mélange balancé, et peuvent paraître en contradiction avec cette conception. La contradiction n'est cependant qu'apparente, le mot « perméabilité » n'étant pas toujours bien défini et pas toujours pris dans un sens identique. C'est pour cette raison que nous avons antérieurement précisé, par des considérations théoriques, les caractéristiques de la perméabilité cellulaire (3) et que, dans nos travaux sur l'antagonisme (4 et 6) nous avons spécifié que nos mesures portent sur l'accumulation et non sur la vitesse de passage. Nous ne reviendrons pas ici sur les relations entre ces deux grandeurs qui dépendent de facteurs différents mais ont cependant une influence réciproque. Nous désirons seulement rappeler que des expériences nombreuses établissent que l'accumulation est bien maximale dans une solution balancée, ce dernier terme étant pris dans le sens ordinairement admis et correspondant à un mélange résultant de la présence de corps ayant entre eux un effet antagoniste.

II. FAITS EXPÉRIMENTAUX.

a) *Rappel de données acquises précédemment*

Nous avons mis en évidence la relation que nous venons de rappeler, dans les cas suivants :

Corps antagonistes	Intensité de l'antagonisme (1).
Na Cl — Ca Cl ₂	131 %
K Cl — Ca Cl ₂	144 %
Li Cl — Ca Cl ₂	241 %
Na Cl — K Cl	143 %
Ca Cl ₂ — Mg Cl ₂	208 %
Na Cl — Li Cl	125 %
K Cl — Li Cl	117 %

(1) Rapport de la valeur observée de l'accumulation de Cl dans le mélange balancé à la valeur calculée à partir de la simple proportionnalité de l'effet des solutions unisalines.

Nous avons en outre vérifié que l'adjonction d'un troisième cation produit encore une diminution de la toxicité du mélange balancé à deux cations, c'est-à-dire que l'antagonisme se vérifie dans l'action d'un cation sur toute autre solution, que celle-ci en contienne déjà un seul autre ou un ensemble de plusieurs. La vérification a porté sur le mélange

K Cl — Na Cl — Ca Cl 2, et donne les intensités suivantes :

1. — Vis à vis du couple K — Ca	92 %
2. — » » Na — Ca	122 %
3. — » » Na — K	120 %
Intensité moyenne	111 %

b) *Étude de nouveaux cas d'antagonisme. Technique générale.*

Rappelons que le principe des expériences utilisées pour l'établissement des faits qui viennent d'être repris ci-dessus consiste en l'étude de l'accumulation de l'ion Cl dans un fragment de tissu végétal immergé dans une solution d'un chlorure ou de plusieurs chlorures mélangés. Le détail de ces expériences a été donné dans un travail antérieur (Voir protocole détaillé d'une expérience dans 4 page 33). Dans le présent travail, il nous a été possible, par l'emploi de la méthode polarographique, de suivre la pénétration de Zn^{++} en même temps que celle de Cl^- était étudiée par dosage chimique.

Dans toutes les expériences dont il est question ici, le tissu végétal utilisé est le parenchyme réservoir du Navet (*Brassica napus*). Il est présenté en 4 rondelles d'épaisseur uniforme, représentant toujours un volume total d'environ 2 cc. Les rondelles ont 16 mm de diamètre et 2,5 mm d'épaisseur. Elles sont immergées dans 10 cc de la solution à étudier et les expériences sont conduites en chambre thermostatique à 24° C. Le dosage et le renouvellement des solutions à intervalles de temps permet de connaître la valeur de l'accumulation maximale présentée dans chaque cas après un temps également noté (P max dans Homès 4 page 33).

Dans les expériences portant sur le cation, la technique expérimentale a été légèrement modifiée (D'autres expériences nous ont d'ailleurs appris que cette modification n'empêche pas la manifestation de l'antagonisme et le fait est confirmé par les résultats que nous exposons p. 19).

En effet, le liquide dans lequel les rondelles de Navet sont immergées n'est ici pas renouvelé et la pénétration maximale ne peut donc dépasser la quantité d'ions présents au début de l'expérience. L'expérience est, dans ces conditions, poursuivie jusqu'au moment où les expériences du premier type montrent que la pénétration se poursuit ordinairement. A ce moment, l'expérience étant interrompue, les liquides sont dosés tant pour l'ion Cl que pour l'ion Zn. Comme ce dernier dosage porte sur un volume de 5 cc où la concentration descend parfois à 0,0001 M ou un peu moins, seule la méthode polarographique était applicable (nous ne disposions pas de spectrographe).

L'application de cette méthode au cas particulier qui nous occupe ici est décrite plus loin (p. 17).

c) *Résultats des expériences où seule l'accumulation de l'anion est suivie.*

Ce sont donc les expériences où la pénétration maximale est déterminée par le renouvellement du liquide jusqu'au moment où le tissu cesse d'en absorber les ions dissous. Rappelons que peu après ce moment le tissu meurt et que les ions accumulés jusque là subissent alors l'exosmose. Toutes les solutions, au moment des renouvellements, contiennent en principe 2.10^{-3} équivalents-gramme d'ions par litre. Les écarts présentés entre cette concentration théorique et celle effectivement réalisée sont faibles. Ce sont toutefois ces valeurs réelles qui sont reprises dans les tableaux qui suivent.

1. *Premier cas : Antagonisme $Zn\ Cl_2$ — $K\ Cl$*

Le tableau I résume les résultats obtenus sur 5 séries d'expériences et qui sont également exprimés par le diagramme I.

Ce diagramme met nettement en évidence les caractères du phénomène d'antagonisme que nous venons de rappeler : les solutions de KCl et de $ZnCl_2$ pur sont caractérisées par des propriétés qui se manifestent notamment par une valeur spéciale de l'accumulation de l'ion Cl^- dans le tissu végétal immergé dans ces solutions. Les points représentatifs des valeurs prises par cette accumulation dans des mélanges des deux solutions ne se trouvent pas sur la droite unissant les deux points extrêmes mais bien tous au dessus, délimitant une courbe qui présente un maximum très net. Celui-ci est atteint pour les proportions relatives suivantes dans la solution :

10	%	équivalents-grammes	Zn
90	%	"	K

Une telle solution, qui permet d'autre part la plus grande durée de vie des tissus immergés, agit donc comme un mélange balancé, et nous avons ainsi un nouveau cas d'antagonisme s'ajoutant à ceux que nous avons mis en évidence antérieurement par la même méthode et que nous avons rappelés p. 11.

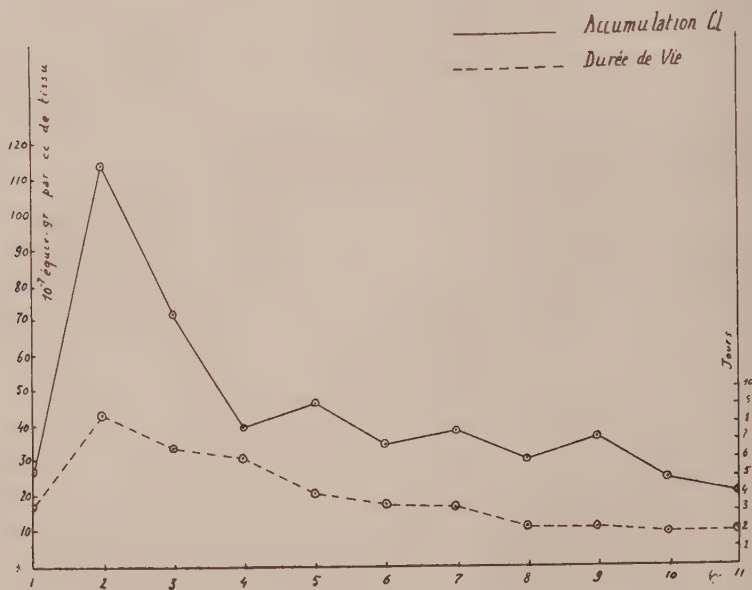
Ce résultat confirme une fois de plus que l'expression « ion toxique » est à rejeter. L'ion Zn passe pour toxique. On sait cependant qu'on l'ajoute actuellement à l'état de traces (en tant qu'élément oligodynamique) aux solutions nutritives destinées aux végétaux. Ici, également, nous constatons que l'adjonction d'une solution de $Zn\ Cl_2$ à une solution de $K\ Cl$ produit un mélange, non seulement moins toxique que si les toxicités étaient additives (ce qui constitue l'antagonisme) mais encore moins toxique que la solution de KCl pur, ce qui signifie que $ZnCl_2$ exerce réellement un effet favorable.

Nous pensons, soit dit en passant, que ce type d'expérience permet de mettre en évidence l'effet spécifique d'un cation en un temps bien plus bref qu'une expérience de culture et qu'il est probablement susceptible d'être interprété en vue de connaître l'action du même cation sur la vie en général. C'est là un point de vue que nous espérons développer ultérieurement.

TABLEAU I.

Solutions n°		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Concentration en 10 ⁻⁷ ion-gr par cc		51	51	50	50	50	49	49	49	49	48	48
Proportions relatives en équiv-gr	K	100	90	80	70	60	50	40	30	20	10	0
	Zn	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
Accumulation moyenne par cc de tissu 10 ⁻⁷ ion-gr Cl		27	114	71	39	46	34	38	30	36	24	20
Durée moyenne de vie en jours		3,4	8,6	6,7	6,1	4,1	3,4	3,2	2,2	2,1	1,8	1,9

DIAGRAMME I.



De toutes façons en nous limitant à la conception habituelle de l'antagonisme, il nous paraît possible de formuler la loi suivante :

« Dans toute solution pure (unisaline), le cation exerce un effet toxique qui se manifeste notamment par la limitation de la durée de vie des sujets ainsi que par la valeur particulière que prennent divers caractères physiologiques mesurables (valeur de la conductivité électrique, du pouvoir d'accumulation, etc.). L'adjonction de tout cation, même extrêmement toxique à l'état pur, à une solution contenant déjà un autre cation, produit un mélange où la toxicité est moindre que la somme des deux toxicités partielles dues à chacun des cations (effet antagoniste). Si les proportions entre cations sont convenables, la solution présente un minimum de toxicité, ordinairement bien inférieur même à la toxicité de chacune des solutions composantes. Chaque cation exerce par sa présence dans une telle solution (solution balancée) un effet favorable. »

2. — *Deuxième cas : Antagonisme entre $ZnCl_2$ et un mélange balancé ($KCl - NaCl - CaCl_2$)*

Dans un travail antérieur rappelé ci-dessus nous avons étudié l'effet réciproque de trois cations mis en présence dans une même solution sous forme de trois chlorures. Nous sommes ainsi arrivé à déterminer la composition d'un mélange ternaire qui, s'il n'est pas rigoureusement le meilleur possible, possède cependant nettement les caractères d'un mélange balancé.

Par uniformité avec le travail auquel nous nous référons, nous appelons ce mélange « Solution D ». Sa composition est la suivante :

0.0029	normal-équivalent en	Na Cl
0.00125	»	K Cl
0.00085	»	Ca Cl ₂ .

Le mélange a donc une concentration totale de 0,005 équivalent-gramme par litre.

On prépare d'autre part une solution 0,005 normal — équivalent de $ZnCl_2$. Des mélanges de ces deux solutions réalisent des solutions qui sont toutes à 0,005 normal équivalent. En particulier elles contiennent toutes 0,005 ion-grammes Cl par litre (les différences réellement présentées entre les solutions apparaissent dans le tableau II.)

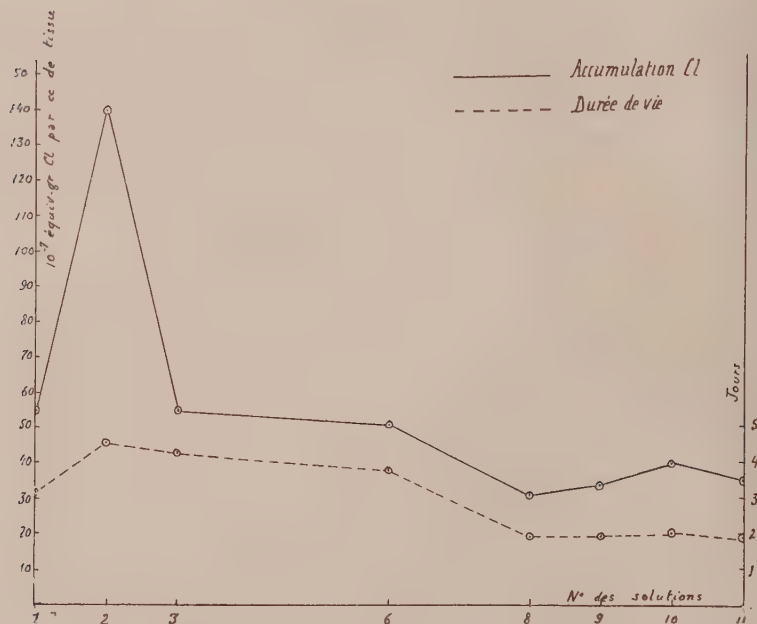
Nous avons ainsi réalisé les mélanges 1 à 11 dont la composition est donnée dans le tableau II. Le même tableau donne les résultats des expériences portant sur la durée de vie et l'accumulation maximale de Cl dans le tissu de Navet immergé dans ces solutions suivant notre technique habituelle.

TABLEAU II.

Accumulation de Cl dans le Navet en fonction de la proportion de Zn par rapport au mélange (K — Na — Ca).

Solution n°	1	2	3	6	8	9	10	11
Proportion de liquide D	100	90	80	50	30	20	10	0
Proportion sol Zn Cl ₂ 0,005 N-éq.	0	10	20	50	70	80	90	100
Accumulation par cc de tissu en 10 ⁻⁷ ion-gr Cl	55	140	55	51	31	34	40	35
Durée moyenne de vie en jours	3,2	4,6	4,4	3,8	1,9	1,9	2,0	1,9

DIAGRAMME II.



Le Diagramme II résume ces mêmes résultats et montre qu'ici encore un phénomène d'antagonisme est réalisé : le Zn agit en antagoniste du mélange K — Na — Ca puisque la durée de vie est augmentée pour le tissu immergé dans une solution

contenant une certaine proportion de Zn. Ici encore, lorsque cette proportion est optimale, l'accumulation et la durée de vie sont non seulement plus élevées que si les toxicités partielles étaient additives mais elles sont également plus élevées que dans le mélange K-Na-Ca lui-même, cependant balancé. Nous voyons donc ici une confirmation bien nette de la proposition selon laquelle l'action de tout élément présent dans une solution quelconque en proportions favorables se traduit par la diminution de la toxicité. Si, comme nous le pensons, cette loi est générale, tous les cations exerceraient à la condition d'être présents en proportions convenables, un effet favorable. La toxicité, donnée toute relative, serait le résultat de l'écart à partir de cette proportion et il est donc naturel qu'elle soit maximale dans une solution unisaline.

* * *

d) *Résultats de l'étude simultanée de l'accumulation de l'anion et du cation.*

Le détail de la méthode expérimentale est donnée p. 12. Ce genre d'expériences a été rarement réalisé jusqu'ici, la méthode devant permettre le dosage du cation dans des solutions très diluées (0.00005 M) disponibles en petite quantité (5 cc. dans le cas présent). Nous renvoyons pour tous les détails sur la méthode polarographique aux travaux de HEYROWSKY (1 et 2) et de PRAT (13). Rappelons seulement qu'elle consiste à soumettre la solution à analyser à une électrolyse sous potentiel croissant (de 0 à 2 volts ordinairement) tandis que l'intensité du courant s'inscrit photographiquement sur un cylindre enregistreur. Il s'agit ensuite d'interpréter la courbe ainsi obtenue, les paliers successivement atteints correspondant aux divers cations présents (point d'inflexion de la courbe caractéristique du cation) et la dénivellation entre paliers dépendant de la concentration de ces cations dans le liquide analysé.

Pour appliquer la méthode à l'analyse de nos solutions et en permettre l'interprétation, nous avons tout d'abord, en ce qui concerne l'ion Zn, étudié polarographiquement un certain nombre de solutions connues. Il nous a ainsi été possible de tracer le diagramme III qui établit la relation entre la dénivellation entre paliers caractéristiques du Zn et la concentration de cet élément.

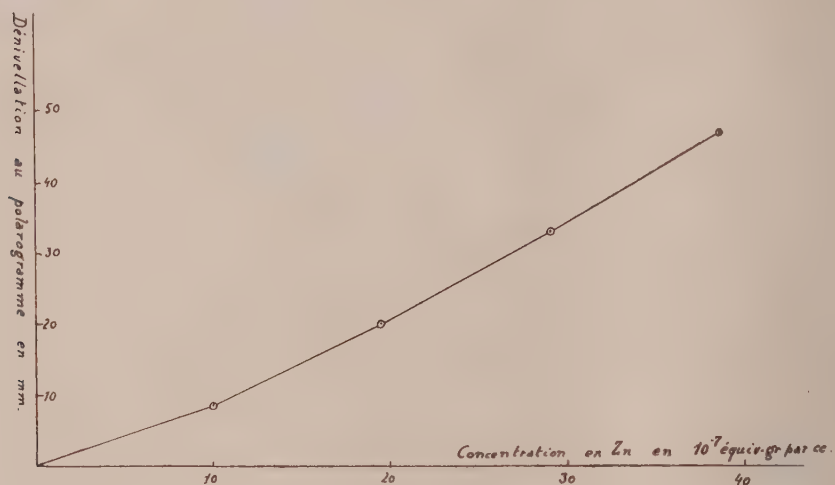
Par interpolation, sur cette courbe, il est possible, à partir de la dénivellation observée dans un cas particulier pour le potentiel caractéristique du Zn, de déduire la concentration de cet élément dans la solution analysée. Notons d'ailleurs que la courbe s'écarte fort peu d'une simple proportionnalité et que l'erreur serait faible en admettant simplement, au moins pour les concentrations inférieures à 0,005 normal-équivalent que

$$C = 0,9 h$$

C étant la concentration du Zn exprimée en 10^{-7} équivalents-grammes par cc ; h étant la dénivellation en mm pour la sensibilité 100 de notre galvanomètre (une telle relation n'est évidemment valable que pour un appareil. Le principe de son calcul est toutefois général).

DIAGRAMME III.

Utilisation de la méthode polarographique au dosage des solutions diluées de ZnCl_2 .



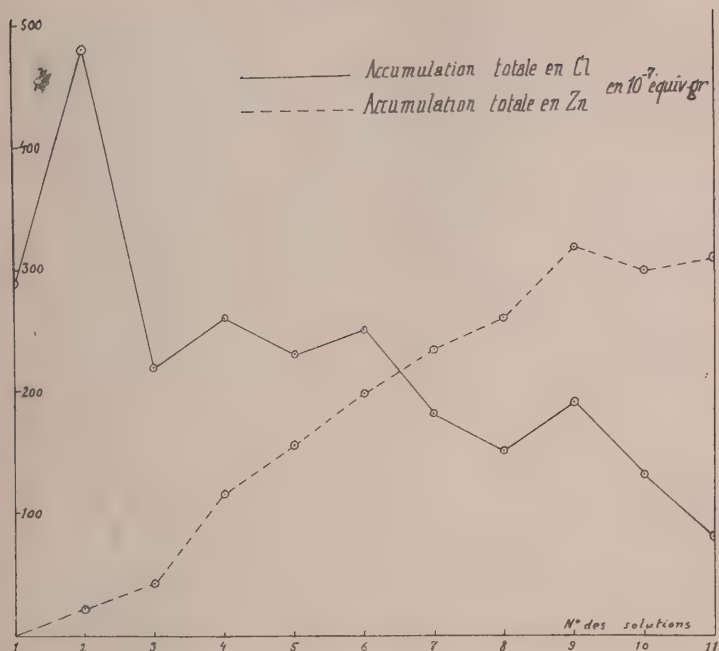
Enfin, le dosage de K n'a pu être fait dans ces expériences, la méthode polarographique étant peu commode et peu sûre dans ce cas.

Le résultat des expériences de cette série est donné dans le tableau III et le diagramme IV.

TABLEAU III

N° de la solution	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Quantité totale de Cl présente dans les 10 cc de solution (en 10^{-7} ion-gr)	510	508	506	503	500	498	495	493	490	485	480
Quantité totale de K présente (en 10^{-7} ion-gr)	510	457	405	352	300	249	198	148	98	48	0
Quantité totale de Zn présente (en 10^{-7} équiv-gr)	0	51	101	151	200	249	297	345	392	437	480
Quantité totale de Cl accumulé par le tissu (même expression)	290	480	220	260	230	250	180	150	190	130	80
Quantité totale de Zn accumulé par le tissu (même expression)	0	21	41	116	152	199	235	263	317	297	305

DIAGRAMME IV.



Ces résultats bien que obtenus par l'emploi d'une technique légèrement différente de celle qui a conduit aux résultats précédents (voir p. 12) met encore nettement en évidence l'existence du phénomène d'antagonisme manifesté par la valeur de l'accumulation de l'ion Cl dans le tissu du Navet. Il sont donc par cette différence de technique même, une confirmation de la validité de la conclusion. Notons d'ailleurs que le « balancement » apparaît aussi pour une proportion de 10 % de Zn exprimé en équivalents-grammes.

Mais, chose intéressante, l'accumulation de Zn suit, dans les mêmes conditions, une courbe qui suggère plutôt la simple proportionnalité par rapport à la concentration d'ions Zn (ou à leur proportion dans le mélange, qui varie de la même manière). Cette proportionnalité n'est pas rigoureuse : dans les liquides 2 et 3, les plus voisins du mélange balancé 41 % du Zn présent ont pénétré dans le tissu. Ailleurs ces nombres sont respectivement, dans les liquides 4 à 11 : 77-72-80-79-77-81-68-64 soit peu variables.

Nous aurions donc ici une confirmation de ce que le cation étudié pénètre moins dans le mélange le plus voisin du « balancement », ce qui est le point de vue généralement admis ; mais d'autre part, la pénétration de l'anion présent est nettement maximale dans le même mélange.

III. Discussion générale.

La comparaison du comportement simultané de Zn et de Cl révèle encore un autre fait qui n'a pas été signalé jusqu'ici. Les solutions ne varient guère de pH au cours de l'expérience. Nous pouvons donc estimer qu'il y a toujours autant de cations métalliques présents que d'ions Cl^- . Or la pénétration (observée) de l'ion Zn s'explique par l'accumulation d'une quantité équivalente d'ions Cl (2 ions Cl pour 1 ion Zn). Quand il pénètre dans le tissu plus de Zn que de Cl, et qu'il n'y a pas de variations concomittantes de Ph, il faut bien admettre que, dans la solution extérieure, d'autres cations remplacent le Zn dans l'établissement de l'équilibre nécessaire entre ions positifs et négatifs. Ces autres ions, dont la quantité est révélée par le tableau IV ne peuvent provenir que du tissu végétal immergé dans la solution : il y a donc eu exosmose d'ions positifs en quantité équivalente à celle d'ion Zn qui pénétraient, l'échange étant fait selon l'équivalence des charges électriques correspondantes.

TABLEAU IV

Bilan d'entrée des ions positifs et négatifs dans le tissu.

N° de la solution	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Quantité totale de Zn accumulé par le tissu	0	21	41	116	152	199	235	263	317	297	305
Quantité totale de Cl accumulé par le tissu	290	480	220	260	230	250	180	150	190	130	80
Excès d'ions Cl accumulé	290	459	179	144	78	51					
Excès d'ion Zn accumulés							55	113	127	167	245
Toutes les quantités sont indiquées en dix-millionièmes d'équivalents-grammes											

On voit par ce tableau que, jusqu'au liquide 6, les ions Cl dont le Zn n'explique pas l'entrée dans le tissu végétal, peuvent fort bien y avoir pénétré accompagnés d'ions K toujours présents en excès. Mais à partir du liquide 7 la situation est inverse : ce sont les ions Zn qui pénètrent en excès des ions Cl. Si même tous les ions Cl dont on constate alors la pénétration étaient accompagnés d'ions Zn, il resterait à rendre compte de la pénétration de la quantité d'ions Zn figurant à la dernière ligne du tableau (l'explication porterait sur une quantité encore plus grande d'ions Zn si une partie des ions Cl était accompagnée d'ions K. Les nombres de la dernière ligne du tableau sont donc des nombres minimum). C'est pour fournir cette expli-

cation, que nous admettons que des ions positifs ont quitté en quantité équivalente le tissu végétal. Bien que nous n'ayons pas caractérisé ces ions, nous pouvons admettre qu'ils sont principalement, mais non nécessairement uniquement, des ions K puisque ce sont là, et de loin, les ions positifs les plus abondants à l'état libre dans une cellule végétale. (On sait l'importance des ions K dans l'explication des propriétés normales de la cellule, notamment le potentiel bioélectrique). Il est vraisemblable que c'est à l'exosmose de ces ions que la toxicité des solutions considérées est due, en même temps que des ions Zn s'accumulent en grande quantité et peuvent jouer dans la cellule un rôle spécifique. Ces deux facteurs se renforcent pour rendre compte de la forte toxicité des solutions riches en Zn.

Enfin, on pourrait se demander pourquoi une hypothèse analogue n'est pas émise pour les solutions où Cl^- pénètre en excès sur Zn. En effet ces ions négatifs excédentaires pourraient avoir pénétré accompagné de K (nous venons de le voir) mais, le dosage de K n'ayant pas été effectué, ils pourraient avoir pénétré par échange avec un autre anion provenant, par exosmose, du tissu végétal.

Mais un argument écarte la nécessité d'une telle hypothèse : les solutions, dans les expériences qui correspondent à ces cas, voient leur conductivité électrique baisser considérablement. Dans le cas du liquide 2, la diminution de conductivité est telle qu'il est certain que la solution s'est littéralement « vidée » de ses ions. S'il y avait eu échange d'ions, la conductivité n'aurait guère varié (C'est d'ailleurs ce que l'on observe pour les solutions voisines du n° 11). Cette élévation de résistance dans les solutions bien balancées, élévation traduisant un épuisement parfois presque total en ions conducteurs, a été signalée dans plusieurs de nos travaux. Nous pouvons donc admettre que les ions négatifs (ici Cl^-) pénètrent toujours accompagnés d'ions positifs, et non par échange avec des ions de même signe qu'eux, alors que des ions positifs peuvent pénétrer en excès d'ions négatifs susceptibles de les accompagner, et par voie d'échange avec d'autres ions positifs, provenant des tissus végétaux (principalement, mais non nécessairement uniquement, ions K).

Si l'on joint cette hypothèse qui unit l'action toxique d'un cation à l'exosmose que la présence de ce cation provoque, à celle émise antérieurement et selon laquelle une grande partie des ions qui sont présents ou qui pénètrent dans une cellule ne s'y trouvent pas physiquement libres (par exemple adsorbés), on peut formuler une théorie générale qui rend compte des phénomènes que nous avons observés et les font cadrer avec les hypothèses admises par d'autres auteurs.

Théorie relative à l'antagonisme.

Quel que soit le substrat sur lequel cette adsorption se produit, cette adsorption (dont l'existence est surtout basée sur l'inactivité osmotique d'une partie des ions) entraîne la constitution du couple X-A, X étant le substrat, A étant l'ensemble des ions normalement adsorbés par ce substrat. Si le milieu cellulaire vient à s'enrichir en un certain ion B, l'ion B aura tendance à remplacer certains ions A dans le couple A-X d'une part en fonction de sa concentration à l'état libre, d'autre part

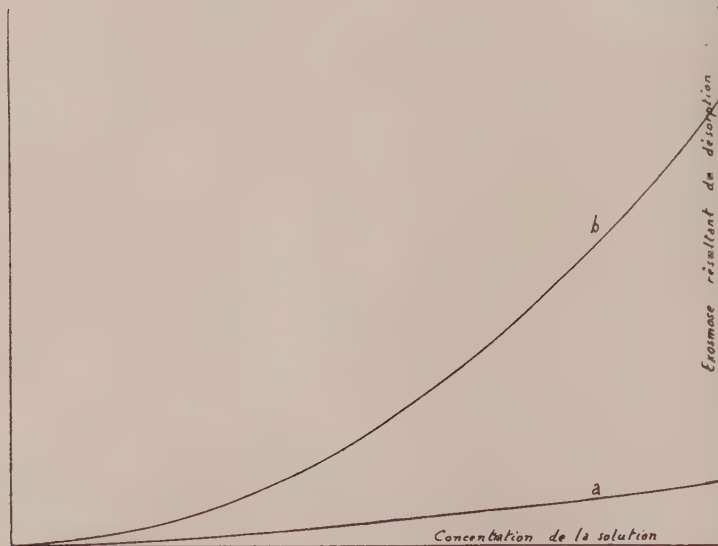
en fonction de l'intensité respective des liens A-X et B-X. Nous savons en effet que ces liens sont spécifiques, et le déplacement de corps adsorbés par d'autres est un phénomène bien connu. Il résulterait d'un tel déplacement la présence d'ions A en plus grande concentration à l'état physiquement libre, donc une tendance naturelle à l'exosmose de A.

Toute pénétration d'un ion B se traduirait donc par une tendance de l'ion A à l'exosmose, mais cette tendance dépendra de la nature de B et de sa concentration dans le milieu cellulaire. Cette dernière dépendra naturellement dans l'hypothèse la plus simple de la concentration de l'ion B dans le milieu extérieur.

Pour chaque ion B, il est donc possible de prévoir l'existence d'une courbe exprimant l'exosmose de A pouvant en dernière analyse être provoquée en fonction de la concentration de B dans le milieu extérieur. Nous ne connaissons pas l'allure de cette courbe, mais nous pouvons être certain qu'elle s'élèverait avec la concentration de B. Enfin, l'existence de l'effet spécifique se traduirait par le fait qu'un autre ion C aurait une courbe de même allure mais ne coïncidant pas avec la première. Notons encore que les courbes en question se rapprocheraient d'autant plus de l'horizontale que l'ion serait moins toxique, puisque cela revient à dire que l'effet de l'ion sur les propriétés normales de la cellule serait faible.

Ainsi la courbe b pourrait correspondre à l'effet du Zinc, a à celui du Potassium. L'ion Zinc est représenté dans le raisonnement ci-dessus par B ; le Potassium par C.

DIAGRAMME V. (I).



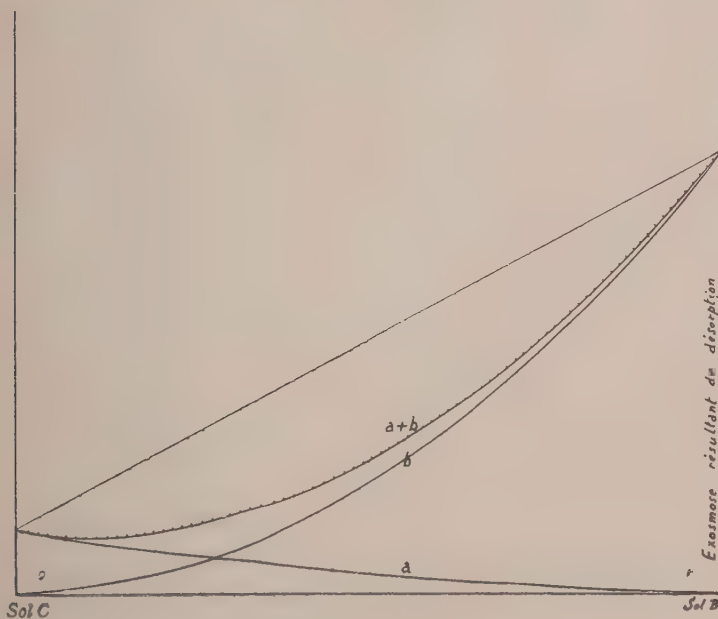
(1) Les courbes répondent à la formule $y = X^n$ avec $n = 1,5$ pour a et $n = 2,0$ pour b.

Imaginons maintenant que des solutions contenant l'une B, l'autre C, soient mélangées en proportions croissantes de B par rapport à C. Dans cet ordre, la concentration en B irait en croissant de la première à la dernière, et la concentrations de C en décroissant. Si, sur un même diagramme, nous exprimons en ordonnées les courbes de l'exosmose de A provoquée par la présence de B et de celle de A provoquée par la présence de C, les concentrations de B et de C étant exprimées dans l'ordre des mélanges précités, ces courbes seront précisément celles du diagramme V, mais disposées en sens inverse l'une de l'autre.

Si nous voulons exprimer ensuite l'effet de la présence simultanée des deux corps et si nous admettons l'hypothèse la plus simple, celle de l'additivité des effets, nous obtiendrons la courbe de cet effet total en additionnant les deux premières.

Le diagramme VI exprime le résultat de cette opération.

DIAGRAMME VI.



La condition pour que la somme de ces deux courbes en donne une troisième présentant un minimum est évidemment que la pente de chacune des deux composantes s'élève avec la concentration. Cela n'est pas invraisemblable, et signifierait que la toxicité du cation s'élève proportionnellement à une puissance de la concentration supérieure à l'unité. (l'exposant en question étant d'autant plus élevé que le corps est plus toxique), ou bien encore la toxicité croît en progression géométrique quand la concentration croît en progression arithmétique.

On remarquera que toute explication de la toxicité qui ne soit pas incompatible avec une fonction de cette allure permet de ramener le phénomène d'antagonisme, avec le minimum qui le caractérise, (et qui semble par là même différer de l'additivité) à un cas d'additivité simple, ce qui est bien l'hypothèse la moins mystérieuse.

Nous suggérons donc au premier chef que la toxicité soit le résultat de l'exosmose de cations utiles, celle-ci étant elle-même provoquée par l'augmentation de concentration à l'état libre de ces cations dans la cellule, par suite de la substitution, dans un couple d'adsorption, de ces cations normaux par d'autres.

Cette explication n'est d'ailleurs pas incompatible avec les autres hypothèses précédemment émises par d'autres auteurs. En effet, cette substitution augmente encore davantage la proportion relative du cation « anormal » et rend d'autant mieux compte des effets spécifiques qu'il pourrait avoir.

D'autre part, les divers cations ayant des effets sur le gonflement des colloïdes peuvent agir sur la perméabilité cellulaire. Tout écart par rapport à la constitution normale de la cellule doit se traduire par des modifications du degré de gonflement des colloïdes et nous avons nous-même, après d'autres (notamment I. De Haan), constaté et précisé l'influence de l'hydratation cellulaire sur la perméabilité cytoplasmique.

Que d'autre part les proportions optimales des cations soient celles où les degrés de dissociation des divers sels présents ont même valeur, est aussi normal si l'on songe que les travaux qui sont à la base de cette hypothèse (10 et 11) — tout comme ceux d'Osterhout d'ailleurs — reposent sur des expériences dans lesquelles les tissus sont placés dans des solutions assez concentrées (1,3 % KCl, par exemple) alors que, dans nos expériences, les concentrations sont de 0,03 à 0,04 %. A de si faibles concentrations, que nous jugeons préférables parce qu'elles éliminent tout effet osmotique et qu'elles sont plus normales pour les cellules végétales les plus courantes, la dissociation est pratiquement totale et il est compréhensible que son effet soit inapparent. Au contraire, lorsque la dissociation est incomplète, il est fort possible que dans la solution balancée, les sels soient également dissociés, c'est-à-dire que les proportions utiles soient, en fait, celles qui concernent les ions.

Rappelons enfin que la perméabilité minimale généralement admise en milieu balancé s'explique aussi dans notre hypothèse qui admet l'exosmose minimale dans les mêmes conditions.

La théorie que nous proposons permettrait en outre de comprendre que l'antagonisme peut être beaucoup plus marqué dans certaines couples d'ions que dans d'autres. Il dépendra en effet au moins partiellement de leurs propriétés d'adsorption.

RÉSUMÉ

1. — Les caractères du phénomène d'antagonisme entre ions sont précisés. Les rapports entre toxicité et perméabilité sont repris et discutés.

2. — Un nouveau cas d'antagonisme est mis en évidence entre deux cations dont l'un est réputé fort toxique : K-Zn.

3. — Un cas d'antagonisme est mis en évidence entre un cation (Zn) et un mélange contenant déjà trois autres cations (K — Na — Ca). L'antagonisme est ainsi étendu aux solutions à plusieurs sels.

4. — Une théorie de l'antagonisme est proposée. Elle repose sur les principes suivants :

a) Chaque cation pénétrant dans une cellule végétale y déplacerait d'autres cations normalement présents des couples d'adsorption qu'ils forment avec les colloïdes cellulaires.

b) La libération des cations normalement adsorbés élève leur concentration « libre » et établit pour eux une tendance à l'exosmose.

c) L'exosmose est une des manifestations de la toxicité.

d) La simple addition des effets analogues mais quantitativement différents de deux cations explique la présence d'un minimum de toxicité dans un mélange particulier, dit « balancé ».

e) Tous les sels à l'état pur sont toxiques. La toxicité d'un mélange est d'autant plus forte qu'il s'écarte de la composition du mélange balancé. Elle est donc maximale dans les solutions unisalines.

5. — L'hypothèse présentée est discutée par rapport à sa base expérimentale et par rapport aux autres conceptions existantes.

Université de Bruxelles.

Laboratoire de Physiologie végétale.

BIBLIOGRAPHIE

1. HEYROVSKY, J. Sur la méthode analytique d'électrolyse avec la cathode à goutte de mercure. Bull. Soc. chim. France ; 41.1224 : 1927.
2. HEYROVSKY, J. Applications de la polarographie. Chim. et Industr. 40 : 1043 : 1938.
3. HOMÈS, M. V. Contribution à l'étude de la perméabilité cellulaire. Les caractéristiques de perméabilité et leur détermination. Bull. Acad. Roy. Belg. Cl. Sc. 17 : 409-419 : 1931.
4. HOMÈS, M. V. La perméabilité de la cellule végétale aux sels minéraux. Arch. de Biol. 47 : 399-498 : 1936.
5. HOMÈS, M. V. Bilan d'échanges ioniques entre tissu de Dahlia et solution minérale. Bull. Acad. Roy. Belg. Cl. Sc. 25 : 455-472 : 1939.

6. HOMÈS, M. V. A propos de la pénétration des sels dans la cellule végétale. Bull. Acad. Roy. Belg. Cl. Sc. 29 : 46-59 : 1943.
 7. HURD-KARRER, A. M. Antagonism of certain elements essential to plants toward chemically related toxic elements. Plant Physiol. 14 : 9-31 : 1939.
 8. LILLIE, R. S. A simple case of antagonism in starfish eggs. Journ. Gen. Physiol. 3 : 783-795 : 1921.
 9. LOEB, J. The mechanism of antagonistic salt action. Proc. Nat. Acad. Sci. 1 : 473 : 1915.
 10. MAUME, L. et DULAC, J. Minimum de toxicité d'un mélange de deux sels à l'égard des végétaux. C. R. Ac. Sc. 184 : 1081-1083 : 1927.
 11. MAUME, L. et DULAC, J. Variation du pouvoir antitoxique en fonction de l'ionisation. C. R. Ac. Sc. 184 : 1194-1196 : 1927.
 12. OSTERHOUT, W. J. V. Injury, recovery and death in relation to conductivity and permeability. Monographs on experim. Biology, Lippincott, Philadelphia and London, 1922.
(Voir aussi nombreuses publications dans Journ. Gener. Physiol.)
 13. PRAT, S. Die polarographische Methode, Handb. d. Biol. Arbeitsmethoden, Abderhalden, Abt. III. A. II. 1413-1442 : 1928.
 14. RABER, O. L. A quantitative study of the effect of anions on the permeability of plant cells. J. Gen. Physiol. 2 : 533 : 1920.
 15. RABER, O. L. The antagonistic action of anions. J. Gen. Physiol. 2 : 541 : 1920.
-

SAGINA PROCUMBENS L.

ORGANOGRAPHIE ET ÉTHOLOGIE

par **Emma FRITSCHÉ**

Professeur honoraire au Lycée de l'Etat à Seraing et à l'école normale moyenne de l'Etat à Liège

Le genre *Sagina*, dont la flore belge possède six espèces (1), appartient à la famille des Caryophyllacées. Ce sont des plantes de petite taille, qui croissent spontanément dans les anfractuosités des rochers, ou entre les pierres, les pavés des rues peu fréquentées, on les confond souvent avec de la mousse : le *S. nodosa* est utilisé par les horticulteurs pour constituer des gazons courts et serrés.

Les espèces du genre *Sagina* diffèrent entr'elles principalement par la corolle : celle-ci est deux fois aussi longue que le calice chez *S. nodosa* L., tandis qu'elle ne le dépasse pas dans *S. subulata* Fr. Chez *S. apetala* L., les pétales sont très petits et caducs. Si donc on considère les espèces dans leur ensemble, on constate que la corolle a une tendance à disparaître : notre *S. procumbens* L. est une forme de transition par ses pétales atteignant la moitié de la longueur des sépales.

Les observations qui vont être relatées dans le présent travail ont été faites dans les environs de Liège et principalement dans un enclos d'une étendue approximative de 1200 m² ; une touffe de cette espèce y ayant été introduite a produit des germes qui se sont répandus en une saison et principalement en direction du vent dominant (S et S-W.), formant des tapis veloutés d'un beau vert ; c'est cette circonstance qui attira notre attention sur les moyens de propagation de cette espèce.

Nous allons tout d'abord 1. Faire la description : organographie
ensuite 2. nous ferons connaître le mode de vie : éthologie.

1. *Organographie.* — La figure 1 représente le profil d'une plante adulte. La tige principale (t. p.) est verticale et reste très courte, de sorte que les feuilles s'étalent en une rosette à la surface du sol. (fig. 2 Pl. II.) Les rameaux prennent naissance dans l'aisselle de ces feuilles et croissent horizontalement sur le sol, leurs entre-nœuds sont beaucoup plus longs que ceux de la tige principale. Les feuilles sont opposées, étroites, sessiles et terminées par une pointe (mucron) qui est le prolongement de la nervure médiane. Ces rameaux rampants prennent racines ; chaque nœud produit simultanément une fleur et un rameau qui se comporte comme celui qui lui a donné naissance ;

(1) J. GOFFART, *Nouveau manuel de la Flore de Belgique*, p. 181.

les ramifications sont donc de plus en plus nombreuses pendant toute la bonne saison, il en est de même des fleurs, des fruits et des graines.

La germination est rapide (8 jours) et les plantes sont adultes au bout d'une quinzaine de jours. On peut donc facilement compter cinq ou six générations par an si les conditions de température et d'humidité sont favorables.

Les figures 3, 4 et 5 représentent trois stades successifs du développement ; la plantule possède deux cotylédons épigés ; quelques jours plus tard, la rosette foliaire est formée et un rameau s'incline vers le sol. Après une vingtaine de jours (fig. 5) il y a des boutons floraux, la plante est donc adulte. Les plantes plus âgées (deux mois environ) présentent des rameaux en grand nombre et qui rayonnent dans toutes les directions.

Les fleurs possèdent quatre verticilles, chacun de quatre pièces libres, à l'exception des carpelles. Ces pièces alternent d'un verticille à l'autre (fig. 7, P. II). Les pétales sont très petits, certains spécimens en sont même dépourvus. Par ces caractères, le genre *Sagina* appartient à la sous-famille des *Alsinoïdées* (1). Les stigmates sont sessiles, glanduleux (fig. 6, 8) ; le fruit est une capsule uniloculaire (fig 9), les graines sont très petites, nombreuses, attachées à un placenta central au moyen de supports longs et grêles, la déhiscence se fait par quatre fentes longitudinales aux sutures dorsales, c'est-à-dire à chaque nervure médiane de la feuille carpellaire, de sorte que les valves sont formées chacune par deux demi-carpelles, elles sont minces, situées en face des sépales, on les prendrait pour des pétales lorsqu'elles sont bien étalées.

2. *Ethologie*. Le froid de l'hiver et la sécheresse parfois persistante de certains étés déterminent la nécrose des feuilles et de nombreux rameaux. Mais l'extrémité de chacun de ces derniers dont la croissance s'est ralentie, présente une touffe serrée de jeunes feuilles qui forment une espèce de bourgeon, autour duquel quelques feuilles mortes constituent une enveloppe protectrice. La fig 11 représente une plante à cet état : les parties mortes sont dessinées en pointillés, tandis que les portions vivantes sont en traits pleins. Dès que les conditions redeviennent favorables, chacune de ces extrémités est le point de départ d'une nouvelle plante, c'est ainsi que l'on voit au printemps, par exemple, une multitude de petites étoiles vertes s'épanouir à la surface du sol.

b. *Floraison*. Nous avons démontré que les fleurs apparaissent pendant toute l'année dès que les conditions de température et d'humidité le permettent. L'éclosion a lieu vers le milieu du jour ; les sépales s'écartent sous la pression des pétales qui sont turgescents et dont les bords recourbés exercent une pression à l'intérieur du bouton (fig. 1 b). Les pétales deviennent flasques vers la soirée et la fleur se referme. Les fleurs ne sont jamais visitées par les insectes.

c. *Fécondation*. La fleur ne s'ouvre qu'une fois : le lendemain, le pédoncule se courbe, s'incline (fig. 1 c) ce qui porte le sommet de la fleur vers le bas et au contact du sol (fig 8). Les filets s'allongent, et ainsi les anthères sont en contact avec les

(1) J. GOFFART, *Loc. cit.*, p. 181.

stigmates (fig 8). A ce moment, le pollen s'échappe par une déchirure des anthères ; celles-ci sont maintenues en contact avec les stigmates par les sépales dont la pression est encore augmentée par le poids de la fleur qui appuie sur le sol. L'examen microscopique révèle la présence de grains de pollen retenus entre les stigmates et ayant subi un commencement de germination (fig 10). Ainsi donc, après s'être épanouie inutilement, la fleur devient cléistogame.

d. *Fructification et dissémination des graines.* Lorsque la fécondation est terminée, le pédoncule se redresse, rigide et vertical et porte le fruit au dessus du gazon formé par les feuilles (fig 1, d) ; c'est ainsi que les graines, lisses et ténues, sont facilement emportées par le vent dès que les valves se sont écartées. Chaque obstacle, mur, bordure ou motte de terre, arrête une multitude de ces graines minuscules qui germent sans tarder. Il est à remarquer que nous n'avons jamais observé aucun *Sagina* dans la pelouse, ce qui permet de croire que la plantule n'y trouve pas assez de lumière pour son développement. (1)

DISCUSSION ET HISTORIQUE. LECOQ, dans sa « Géographie botanique de l'Europe (1856 p. 265, Vol. V) mentionne, à propos de *S. procumbens* : « Le « calice, qui s'ouvre » à peine, abrite dans le bouton les quatre étamines et les quatre stigmates qui reçoivent leur pollen. Un peu plus tard, le calice s'étale et la capsule mûrie s'ouvrant » aussi par quatre valves simule une floraison tardive sous ses fausses apparences ».

Cet auteur décrit donc la cléistogamie, mais il ne fait pas mention de la courbure ni du redressement du pédoncule ; il ne parle pas du contact de la fleur avec le sol, ni de son premier épanouissement.

D'autre part, dans ce même volume, on apprend que cette plante possède une aire de dispersion très vaste : « on la trouve dans le midi de l'Europe, en Afrique septentrionale, au Portugal, aux Canaries, dans tout le centre de l'Europe, toute la Scandinavie, est très commune en Suède, arrive en Laponie jusque près du Cap Nord et les forêts Nordland à Hammerfest, île Magerøe jusqu'au 71°, en Angleterre, Irlande, tous les archipels Féroë, Islande, Terre Neuve, Côte N. W. de l'Amérique, dans les terrains tourbeux et les plaines où coule la rivière de Colombie, mais là elle diffère par ses fleurs qui ont plus souvent cinq pétales que quatre.

« Italie, Grèce, Carpathes, Turquie, dans toutes les Russies, le Caucase, les Sibéries, l'Oural, l'Altaï et au voisinage du lac Baïkal. Son aire de dispersion s'étend sur 42° de latitude et 191° de longitude. »

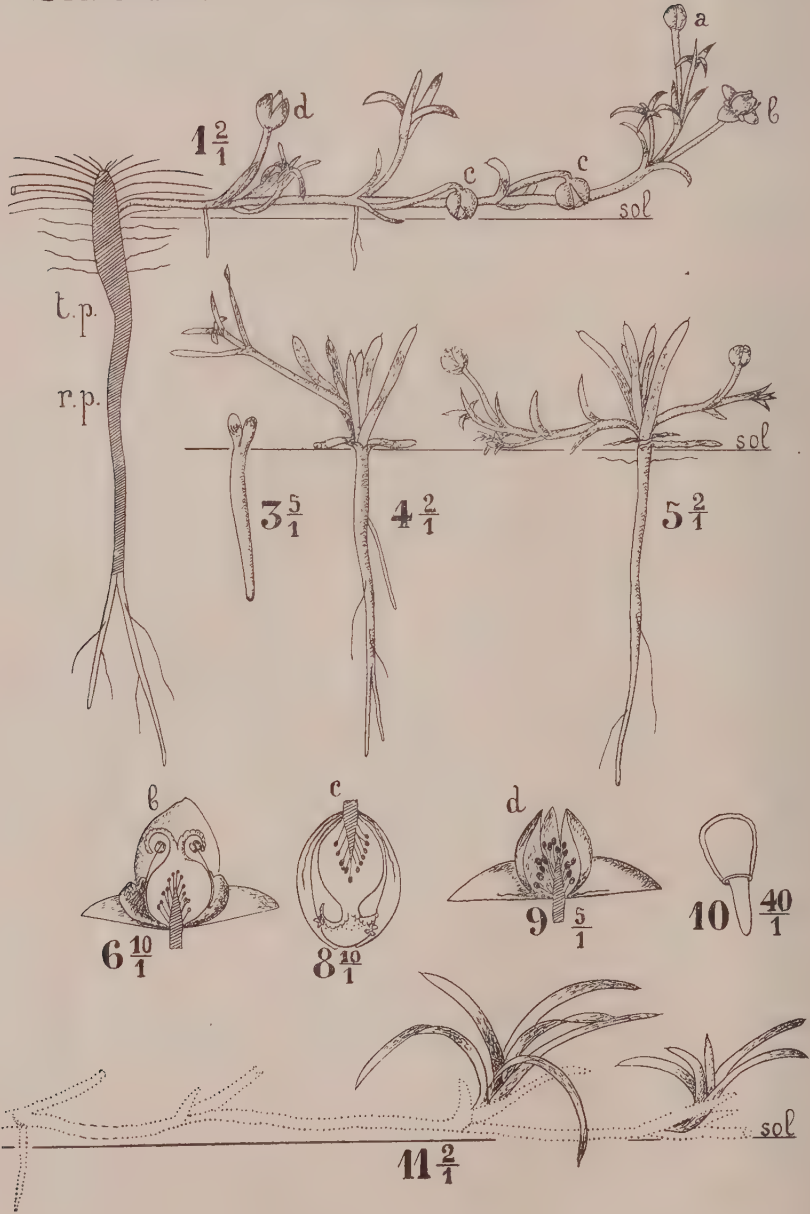
La flore de CRÉPIN FR. 1884, 5^e édition, p. 22, après avoir donné les caractères du genre, se borne à dire : « tiges couchées, radicales »

DELOGNE C. H. dans sa « Flore analytique de la Belgique 1888, p. 120, est encore plus laconique que Fr. Crépin.

Mais COSTE « Flore de France, 1906, Vol. I, p. 197, donne du *S. procumbens* une

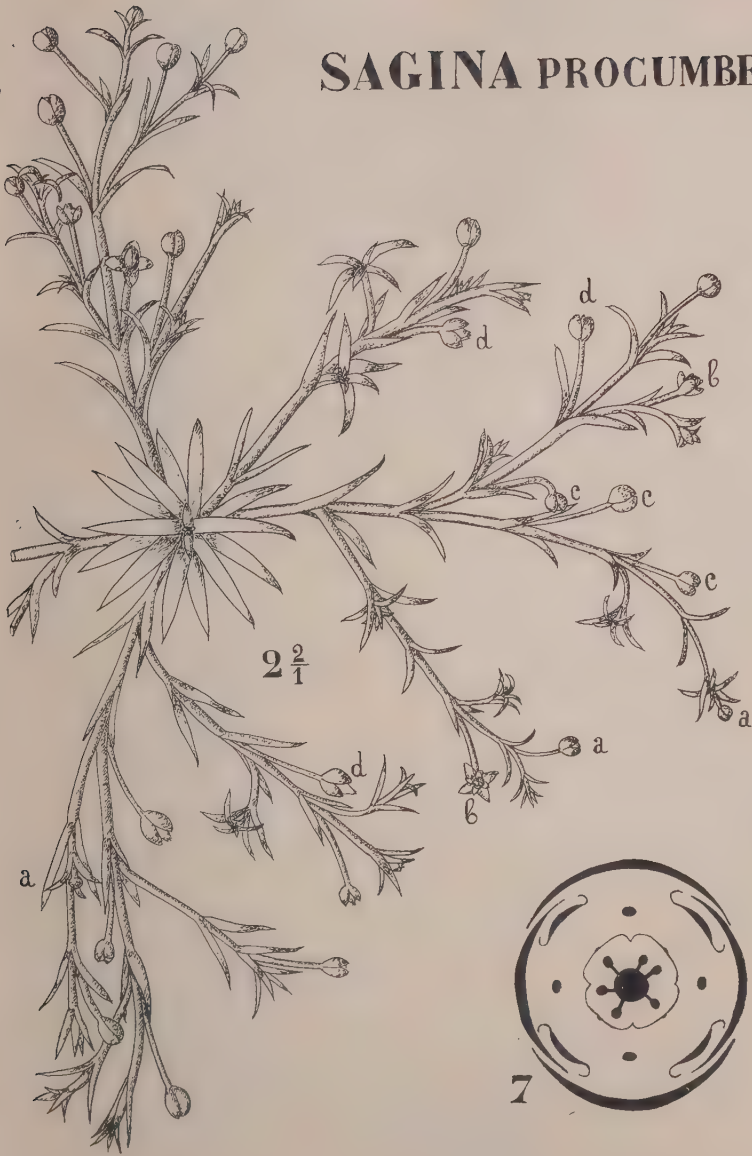
(1) A remarquer que *Senecio vulgaris* L. *Anagallis arvensis* (Mouron), *Stellaria media* (Mouron des oiseaux), *Sonchus* sp., ne germent pas non plus dans les pelouses ; il en est de même notamment de *Ranunculus repens* L., mais cette dernière s'y insinue par ses nombreux stolons.

SAGINA PROCUMBENS L. Pl. I



Pl. II

SAGINA PROCUMBENS



description assez complète : « Plante vivace ou pérennante, glabre, gazonnante ; » tiges de 3-10 cms courbées, radicales à la base, naissant à l'aisselle d'une rosette » centrale ; feuilles linéaires aristées glabres ; fleurs verdâtres, pédoncules peu allongés, » courbés au sommet après la floraison, à la fin redressés, glabres ; 4 sépales ovales » obtus, étalés en croix à maturité ; 4 pétales ovales, de moitié plus courts que les sé- » pales, ou nuls ; 4 étamines ; capsule à 4 valves ovale, penchée ».

Ici donc l'auteur signale la courbure du pédoncule *après* la floraison, mais ne fait aucune remarque concernant le mode de fécondation, il renseigne d'ailleurs, des « capsules penchées », ce qui est exceptionnel. Quant au mode de dissémination, il n'en est pas question, bien que l'auteur signale la présence de cette plante dans « toute la France, en Corse, Afrique Septentrionale, Amérique. »

Plus récemment enfin J. GOFFART dans son *Nouveau manuel de la Flore de Belgique* (1934, n° 696) donne de cette plante une description qui se rapproche plutôt de celle de Coste.

En conclusion, *S. procumbens* est une plante très commune et qu'il est aisé de se procurer en quantité suffisante pour mener à bien les observations signalées plus haut.

Ceci nous démontre une fois de plus combien nous avons l'habitude de fouler aux pieds et presque journellement des plantes qui présentent un intérêt au point de vue de leurs adaptations. Celles qui viennent d'être relatées constituent, espérons-le, un chaînon de plus dans l'ensemble des faits qui permettront de démontrer de mieux en mieux les théories de l'évolution, des adaptations et de la sélection naturelle.

EXPLICATIONS DES FIGURES

Pl. I. FIG. 1. *Profil d'une plante adulte de plusieurs semaines.* La tige principale (t.p.) est hachurée. Un seul rameau est représenté, il porte des fleurs à différents stades : a = bouton ; b = fleur épanouie ; c = fleurs retournées ; d = fructification.

FIG. 3. *Plantule.*

FIG. 4. *Plante âgée de quelques jours.*

FIG. 5. *Plante âgée d'une vingtaine de jours (adulte).*

FIG. 6. *Fleur épanouie, correspond aux lettres b des fig. 1 et 2 ; les pétales sont turgescents, les filets sont un peu plus courts que les carpelles.*

FIG. 8. *Fleur retournée, sommet contre le sol, correspond aux lettres c des figures 1 et 2. Les pétales sont flétris, les filets se sont allongés et les anthères déversent leur pollen sur les stigmates (cleistogamie).*

FIG. 9. *Fructification ; correspond aux lettres d des fig. 1 et 2 ; le pédoncule est dressé, c'est le moment de la déhiscence.*

FIG. 10. *Un grain de pollen pris sur un stigmate, peu après la fécondation.*

FIG. 11. *Un rameau rampant nécrosé (après une période de froid ou de sécheresse), extrémité à l'état latent.*

Pl. II. FIG. 2. *Projection d'une plante adulte âgée de plusieurs semaines, dont le profil est représenté fig. 1.*

FIG. 7. *Diagramme de la fleur. (Pétales à bords recourbés).*

NOTES SUR QUELQUES HÉPATIQUES

par G. VANDEN BERGHEN

I. LE GENRE *MADO THECA* DUM. EN BELGIQUE

Au cours de ces dernières années, nous avons eu l'occasion d'examiner un assez grand nombre d'échantillons du genre *Madotheca* DUM. (= *Porella* L.). Nous dressons ci-dessous l'inventaire des espèces, variétés et formes observées. La plupart des échantillons étudiés proviennent de notre herbier personnel ; d'autres sont conservés au Jardin botanique de l'État, à Bruxelles, ou à l'Université de Liège.

On sait qu'il est particulièrement malaisé de délimiter des espèces bien caractérisées à l'intérieur du genre *Madotheca*. La classification proposée par K. MÜLLER et acceptée par la plupart des botanistes peut donner lieu à critique. Après MEYLAN, BROEKSMIT et d'autres, nous avons noté l'extrême variabilité de ces plantes et observé de nombreuses formes de transition entre les « espèces » prises en considération par K. MÜLLER dans sa grande flore. Il nous paraît impossible de suivre cet auteur et d'élever au rang d'espèce toutes les formes séparées de *Madotheca platyphylla*.

a. *Madotheca laevigata* (SCHRAD.) DUM.

Frahan, rocher, sans nom de récolteur, Herb. du Jard. bot. Brux. (17-IV-1867).

Espèce distribuée dans toute l'Europe, assez commune dans les montagnes moyennes de l'Europe centrale ; manque presque complètement dans la plaine baltique mais ne s'élève que rarement au-dessus de 800 m. (K. MÜLLER, MEYLAN).

En Belgique, cette espèce a été récoltée en une dizaine de localités ardennaises ainsi qu'aux environs de Mons et de Léau.

var. *obscura* NEES

Bouillon, à l'intérieur du château, leg. DELOGNE, Herb. du Jard. bot. Brux. (mai 1869).

On observe toutes les transitions entre la forme typique (amphigastres et lobules fortement dentés-ciliés, membranes des cellules foliaires à grands trigones noduleux)

et la var. (amphigastres et lobules peu dentés, membranes des cellules foliaires faiblement épaissies aux angles).

b. *Madotheca platyphylla* (L.) DUM.

Marche-en-Famenne, rocher calcaire ombragé (4- VIII- 1942) ; Loverval, rochers calcaires ombragés (22- II- 1944) ; Spy, rocher calcaire (31- III- 1940) ; Goyet, rocher calcaire (27- III- 1938) ; Houx, sur l'humus (19- III- 1939) ; *circa Malmundarium, ex herb.* LIBERT, Université de Liège (sans date de récolte) ; *circa pagum* Polleur, *locis valde umbrosis*, id. (sans date de récolte).

Cette espèce est commune dans toute l'Europe.

En Belgique, elle a été signalée en de très nombreuses localités. Elle paraît pourtant RR dans les districts hesbayen, campinien et flandrien. Elle n'a jamais été signalée dans le district maritime.

var. *subsquarrosa* SCHIFFN.

Habay-la-Neuve, mur en pierres calcaires (23-IV-1943) : « Tienne de Burnot », leg. A. MANSION, Herb. du Jard. bot. Brux., *sub M. navicularis* DUM. (!) (4- VIII- 1903) ; Wilrijck, tronc d'arbre au bord du Struysbeek, leg. H. v. D. BROECK, **sub M. platyphylla* var. *convexula* NEES, Herb. du Jard. bot. Brux. (9- IV- 1885).

Forme de transition entre la ssp. *Baueri* et le type. Comme la ssp., la var. *subsquarrosa* possède des lobules fortement décurrents. Le diamètre des cellules foliaires ne dépasse pourtant pas 30 μ .

Ssp. *Baueri* (SCHIFFN.) (= *M. Baueri* SCHIFFN.)

Loverval, tronc de *Acer campestre* (2- VIII- 1944) ; Buzenol, tronc de *Quercus* sp. dans une forêt de haute futaie (10-IX-1945).

Se distingue du type par ses lobules décurrents, aussi larges que les amphigastres et par les dimensions des cellules foliaires (30-35,2).

Cette ssp. paraît avoir une aire de dispersion continentale et n'existerait pas en Europe atlantique ; elle est commune dans les montagnes moyennes de l'Europe centrale, plus rare dans les Alpes (K. MÜLLER, MEYLAN, GAMS).

La ssp. *Baueri* n'avait pas encore été signalée en Belgique. En Hollande, elle a été récoltée à Gulpen, dans le Limbourg (BROEKSMIT). La plante a aussi été trouvée à Fépin, dans les Ardennes françaises (leg. VERDOORN).

c. *Madotheca Cordaeana* (HÜB.) DUM. (= *M. rivularis* NEES)

Xhoffrai, sur une souche, dans un site humide (21- VII- 1939) ; id., sur un rocher siliceux ombragé (17- VII- 1939).

Espèce (?) distribuée dans toute l'Europe, plutôt montagnarde et fréquente entre 900 et 1800 m. (K. MÜLLER, MEYLAN, GAMS).

M. Cordaeana est signalé, en Belgique, en quelques localités ardennaises.

Fo. *distans* (NEES) K. MÜLLER (= *M. Porella* α *distans* NEES)

Laroche, rocher schisteux très ombragé, très humide, leg. E. MARCHAL,

Herb. Jard. bot. Brux., déterminé *M. Porella* (8- VIII- 1882) ; Les Hayons, leg. DELOGNE, Herb. Jard. bot. Brux., déterminé *M. Porella* (sans date de récolte).

Forme des lieux ombragés, jadis confondue avec *M. Porella*. Se distingue de cette espèce par ses lobules et amphigastres fortement décurrents.

d. Madotheca Porella (DICKS.) NEES

Cette rare espèce, strictement atlantique, n'appartient pas à notre flore. Nous avons eu l'occasion d'examiner les échantillons, portant cette étiquette, conservés dans l'herbier national du Jardin botanique de l'État, à Bruxelles. Aucun des exemplaires étudiés ne répondait à la diagnose de l'espèce telle qu'elle est donnée par K. MÜLLER et par MACVICAR : feuilles distantes ; diamètre des cellules foliaires, au centre du lobe, de 18 à 25 μ ; lobules étroits, non décurrents, entiers, obtus, dressés parallèlement à la tige ; amphigastres entiers, plans, non décurrents.

2. UN MODE DE REPRODUCTION VÉGÉTATIVE
CHEZ *MADOTHECA PLATYPHYLLA* (L.) DUM.

Les pittoresques faïsses dolomitiques qui bordent l'Orneau entre Onoz et Mazy (Province de Namur) présentent une riche végétation bryophytique. Le 23 février 1943, nous y avons observé, en plusieurs endroits, des tapis de *Madotheca platyphylla* (L.) DUM. envahis par de petits brins feuillés qui, au premier coup d'œil, nous parurent appartenir à une minuscule Lejeuneacée, rampant entre les tiges de *Madotheca*. A l'examen, les petits brins s'avérèrent être des rameaux adventifs issus du tissu foliaire de *Madotheca*.

Chaque feuille peut donner naissance à un grand nombre de ces rameaux ; nous en avons compté jusqu'à quinze, à différents états de développement, attachés au lobe d'une seule feuille. Remarquons que toutes les feuilles, celles de l'extrémité de la plante aussi bien que celles plus âgées, peuvent produire des rameaux adventifs.

Le processus de formation de ces propagules est simple. Une cellule ordinaire de la feuille, occupant une position quelconque (sauf pourtant marginale) se gonfle et forme une légère hernie, généralement vers la face ventrale de la feuille. Cette cellule se divise en deux par une cloison tangentielle ; par divisions successives la cellule supérieure donne naissance à un petit massif plus ou moins sphérique de cellules indifférenciées. Dans ce massif, s'individualise une initiale dont l'activité génératrice donne une tige feuillée, les feuilles et amphigastres primordiaux étant réduits par rapport aux organes normaux. Lorsque le brin a atteint une certaine taille, des rhizoïdes se développent à la face ventrale du rameau adventif. Le poids du rameau suffit à le détacher de la feuille mère.

Le mycelium d'un Champignon Siphomycète rampe à la surface des feuilles des brins de *Madotheca* présentant des rameaux adventifs. Peut-être peut-on trouver la cause du déclenchement des divisions dans le trouble apporté, par le Champignon, dans le métabolisme de l'Hépatique.

Des propagules feuillés, comparables à ceux que nous venons de décrire, ont été observés, dans la nature, chez de nombreuses espèces de *Plagiochila* (CARL) et chez quelques Lejeuneacées : *Ceratolejeunea* (EVANS), *Bryopteris* (FULFORD). SCHOSTAKOWITSCH a obtenu des rameaux feuillés à partir de feuilles de *Madotheca platyphylla* détachées de la plante mère, placées sur des plaques de tourbe ou de plâtre et maintenues en atmosphère confinée.

Le matériel récolté est conservé au Jardin botanique de l'État, à Bruxelles.

Ces lignes étaient écrites depuis plusieurs mois lorsque nous pûmes avoir connaissance d'une note de M. FULFORD décrivant, chez *M. Porella*, des rameaux adventifs d'origine foliaire observés sur des plantes cultivées en chambre humide.

3. HÉPATIQUES INTÉRESSANTES OU NOUVELLES POUR LA FLORE BELGE.

Bazzania trilobata (L.) GRAY

Gelrode, au pied du versant nord du « Rotselaerenberg » ; *Bazzania* rampait sur un gazonnement étendu et serré de *Orthocaulis attenuatus* (15-IV-1945).

Bazzania est une plante montagnarde qui ne descend que rarement aux basses altitudes. Au nord de la coupure Sambre-Meuse, elle n'a été observée qu'à Deurne (V. D. BROECK), à Rhode St Génèse (MANSION) et à Virginal (DENS).

Lepidozia reptans (L.) DUM. fo. *depauperata*

Plante petite, à tige courte (1-2 cm). Feuilles latérales distantes, planes, bifides ou trilobées sur les tiges principales. Membranes des cellules foliaires minces. Amphigastres trifides. La feuille réduite qui accompagne chaque rameau latéral est entière et non bifide comme chez la forme typique.

Cette plante a été récoltée en Forêt de Soignes (Boisfort : 23 -XII-1945). Elle croissait en épiphyte, à 1,5m de hauteur, sur un gros tronc de *Fagus silvatica*, dans une hêtraie sombre, en compagnie de *Georgia pellucida* (L.) RABENH. (dominant), *Cephaloziella* sp. et *Dicranum scoparium* (L.) HEDW.

On sait qu'un des caractères différentiels du genre exotique *Sprucella* STEPH., par rapport au genre *Lepidozia* DUM., est la présence, à la base de chaque rameau latéral, d'une feuille réduite entière. Il est intéressant de faire remarquer que les feuilles qui accompagnent les rameaux du *Lepidozia reptans* de la Forêt de Soignes sont également indivises.

Calypogeia Neesiana (MASS. et CARR.) K. MÜLLER

Stambruges, fossé dans la « Mer de Stambruges », leg. LOCHENIES et GOFFART, herb. Univ. Liège (12-IV-1891).

Cladopodiella fluitans (NEES) BUCH

Calmthout, tourbière (28-V-1939) ; Lichtaert, *Sphagnetum papillosum* (2-X-1943) ; Genck, *Sphagnetum papillosum*, leg P. HEINEMANN (13-IX-1942) ;

Vieux-Turnhout, *Sphagnetum papillosum* (15-VII-1946) ; Postel près d'Arendonck, *Sphagnetum papillosum* (15-VII-1946) ; Beersse, étang à *Lobelia* (29-IX-1946).

Espèce méconnue par suite de sa ressemblance macroscopique avec *Gymnocolea inflata* (Huds.) DUM.

***Mylia anomala* (HOOK.) GRAY**

Stambruges, fossés dans la « Mer de Stambruges », leg. LOCHENIES et GOFFART, herb. Univ. Liège (12-IV-1891).

***Orthocaulis attenuatus* (MART.) EVANS**

voir *Bazzania trilobata*

***Scapania paludicola* LOESKE et K. MÜLLER**

Gelrode, abondant dans un pré fortement marécageux (*Juncetum acutiflori sphagnetosum*) (5-VIII-1945) ; Robertville, prairie à *Mheum*, avec *Juncus squarrosus* (28-VIII-1946).

Se distingue de *Sc. irrigua* (NEES) DUM. par les caractères suivants : feuilles profondément divisées en deux lobes ; commissure fortement arquée ; lobe dorsal des feuilles débordant largement la tige.

Espèce (?) nouvelle pour notre flore. D'après K. MÜLLER, cette plante est commune dans les marécages des montagnes de l'Europe centrale ; elle est plus rare dans la plaine.

***Sphaerocarpus europaeus* LORB.**

Uccle-Calevoet, bords des champs sablonneux, sans nom de récolteur, herb. Univ. Liège (1880).

Les spores, brun pâle, ont un diamètre de 140-150 μ .

***Lunularia cruciata* (L.) DUM.**

Environs de Namur, cours et jardins, leg. A. BELLINCK, herb. Univ. Liège (1852 !).

***Riccia crystallina* L. var. *angustior* NEES**

La Panne, sable humide d'une panne dans les dunes littorales, leg. P. HEINEMANN (13-VII-1945). La plante était dominante (3-2) dans le strate muscinale d'un groupement relevant du *Nanocyperion flavescens* (relevé 1931 du Centre de Recherches écologiques de Gembloux).

Cette variété n'avait pas encore été signalée en Belgique. Elle se distingue du type par l'aspect du thalle, divisé dichotomiquement, aux rameaux étroits.

***Ricciocarpus natans* (L.) CORDA**

Mesvin, près de Mons, fossés, sans nom de récolteur, herb. Univ. Liège (29-IX-1879) ; Bambois, près de Fosse, sur la vase de l'étang, très abondant (13-IX-1946).

LITTÉRATURE

- BROEKSMIT T. : *Ned. Kruid. Arch.* p. 97 (1929).
CARL H. : *Ann. Bryol.*, VI, p. 15 (1933).
CHALAUD G. : *Rev. gén. Bot.*, 39, p. 13 (1927).
EVANS A. W. : *Bull. Torrey bot. Club*, 32, p. 277 (1905).
FULFORD M. : *Trav. bryol. Husnot, fasc. II*, p. 26, Paris (1944).
FULFORD M. : *The Bryologist*, 47, p. 78 (1944).
GAMS H. : *Kleine Kryptogamen Flora von Mitteleuropa*, Iéna (1940).
MACVICAR S. M. : *The Student's Handbook of British Hepatics*, Easbourne (1912).
MEYLAN CH. : *Les Hépatiques de la Suisse*, Zurich (1924).
MÜLLER K. : *Die Lebermoose in Rabenhorst's Kryptogamen Flora*, Leipzig (1906-1912).
SCHOSTAKOWITSCH : *Flora*, 79, p. 350 (1894).

SÉANCE DU 5 MAI 1946

Présidence de M. H. Kufferath, président.

La séance est ouverte à 15 heures.

Sont présents : MM. Bouillenne, Boutique, Castagne, Demaret, De Wyngaert, le révérend Frère Ferdinand, M. Gilles, M^{lle} Gremling, MM. Hauman, Homès, le révérend Abbé Jungers, MM. Kufferath, Lathouwers, M^{me} Lefebvre-Giron ; MM. Lebrun, Louis, Martens, M. Thomas, M^{me} Uyttebroek, MM. Van Aerdschot, Vandewelden, Van Hoeter, Van Meel, M^{lle} Van Schoor, MM. Verleyen, Willam.

Se sont excusés : MM. De Poerck, De Wildeman, Lawalrée et Robyns.

M. le président fait part du décès de M. G. Baar, membre de la société.

M. le président annonce que le Conseil d'Administration a désigné M. Demaret en qualité de secrétaire-adjoint de la société, à titre provisoire.

M. le président fait part à l'assemblée de la désignation par le Conseil d'Administration, de M. Bouillenne comme délégué de la société auprès du Conseil de Fondation de la Station de Biologie expérimentale internationale de Blanès (Barcelone).

Le secrétaire donne lecture d'une lettre de notre confrère le révérend Père Henrard qui annonce la création d'une société groupant les botanistes et naturalistes intéressés à l'étude de la Flore de la Faune et du sol du Namurois et du Luxembourg.

L'assemblée forme des vœux pour la prospérité du nouveau groupement.

L'assemblée enregistre avec satisfaction la nomination de son président M. Kufferath en qualité de membre du Conseil de Surveillance du Jardin Botanique de l'État.

M. Bouillenne annonce son prochain départ pour les États Unis et déclare se mettre à la disposition de ses confrères pour y recueillir les renseignements qu'ils pourraient désirer dans le domaine de la recherche botanique.

L'assemblée entend ensuite les communications suivantes :

M. M. Homès. — L'aquiculture.

L'aquiculture est la méthode de culture des plantes sur solutions nutritives. L'histoire de l'étude de la nutrition des plantes nous montre, il y a environ un siècle, la mise au point de la méthode « des différences ». Cette méthode fut successivement adaptée à des expériences sur sol pauvre, puis sur sable lavé chimiquement, enfin sur solutions aqueuses entièrement composées par l'expérimentateur. Elle conduisit à l'établissement de la

célèbre liste des « éléments indispensables à la vie des plantes », liste abondamment complétée par la découverte des corps oligodynamiques. Elle se complète encore sans cesse de nos jours, par des expériences portant sur une « aquiculture » particulièrement soignée.

Vers 1930, W. Gericke eut l'idée de transposer cette méthode de laboratoire dans le domaine pratique. Depuis, des essais d'importances diverses ont été réalisées dans le même sens aux Etats-Unis, en Grande Bretagne, en France, etc.

A Bruxelles, fut créé en 1943 à l'initiative du Fonds National de la Recherche scientifique, le « Centre d'Études et de Recherches sur l'Aquiculture » (C. E. R. A.)actuellement placé sous l'égide de l'IRSIA. Ce centre étudie les divers aspects du problème. L'aspect technique porte sur la mise au point des dispositifs pratiques, l'étude de leurs avantages et inconvénients, l'étude des conditions de production, de rendement, de rentabilité, le choix des sujets intéressants et la mise au point de la pratique culturale spéciale. L'aspect scientifique porte sur la nutrition elle-même, l'utilisation des éléments minéraux, l'influence des uns sur les autres (rapport N : P : K), l'influence d'adjuvants divers sur la vie des plantes, l'importance de l'aération des solutions (donc du métabolisme respiratoire des racines) sur l'absorption et la croissance. Divers problèmes imprévus ont en outre été rencontrés en cours de travail. Ils concernent notamment la production de tomates sans graines, la maturation tardive, etc.

A ce titre, les études sur l'aquiculture constituent un bel exemple de l'intérêt qu'il y a à associer des recherches théoriques et des recherches pratiques. En ce qui concerne les résultats déjà acquis, une série de projections lumineuses a montré les dispositifs industriels et expérimentaux utilisés, ainsi que quelques résultats de culture de tomates, de plantes à fleurs, de plantes de collection et de plantes médicinales.

M. J. Lebrun. — Compte rendu de l'herborisation du 24 juin 1945 de la société dans la forêt de Soignes.

Après un long échange de vues, l'assemblée décide d'effectuer l'herborisation annuelle de la société les 5 et 6 juillet prochain dans la région liégeoise. M. Bouillenne chargera ses collaborateurs de l'organisation de cette excursion.

M^{me} Lefebvre-Giron met à nouveau à la disposition des membres des divisions de plantes à floraison printanière de ses importantes collections.

La séance est levée à 17 h. 15.

SÉANCE EXTRAORDINAIRE TENUE A LIÈGE, LE 15 JUIN 1946.

Présidence de M. H. Kufferath, président.

La séance est ouverte à 20,45 heures dans le grand auditoire de l'Institut Botanique de l'Université.

Sont présents : M^{lles} Arnold, Balle, Borel, M^{me} Bouillenne, MM. Calberg, Charlet, Damblon, M^{me} Damblon, MM. Darimont, Delvosalle, Demaret, M^{lle} Desneux, MM. Deuse, Ernould, le Rév. Frère Ferdinand, M^{me} Frison, MM. Henin, Homès, Hostie Laloux, Lawalrée, Lazar, Louis, Lozet, Maréchal, Marlier, M^{me} Marlier, MM. Maquet, Mélon, Monoyer, Moureau, M^{me} Moureau, MM. Moutschen, Noël, Ramant, Sepulchre, Sironval, Sougnez, Houters, Petit, Van Lancker, Troupin, Willam, Wilczek.

Se sont fait excuser : MM. Martens, Robyns et Marchal, secrétaire.

L'assemblée entend une conférence avec projections lumineuses de M. Moureau : Quelques aspects phytogéographiques du Nord du Congo belge (Uelé).

Un résumé abondamment illustré de l'exposé de M. Moureau a paru dans « Parcs nationaux », Bulletin trimestriel de l'Association Ardenne et Gaume, vol. I. n° 2, Octobre 1946.

M. M. Laloux présente ensuite son nouveau film en couleur : Hautes Fagnes.

La séance est levée à 22 h.

SÉANCE DU 13 OCTOBRE 1946

Présidence de M. H. Kufferath, président,

La séance est ouverte à 15 heures.

Sont présents : MM. Beeli, Bouillenne, Boutique, Ernould, Demaret, de Wyngaert, Doumont, le rév. Frère Ferdinand, Mlle Fritsché, M. Funcke, Mlle Gremling, M. Lejour, MM. Martens, Noirfalize, Sironval, Steyaert, Symoens, Troupin, Van Aerschot, Van Hoeter, Mlle Van Schoor, M. Willam et le secrétaire.

Se sont fait excuser : MM. De Wildeman, Duvigneaud, Goffart, Hauman, Lathouwers, Lebrun, Louis et Robyns.

Le secrétaire attire l'attention des membres sur l'appel lancé par un groupe de biologistes belges en vue de la publication d'un livre mémorial Fernand Sternon.

M. le président propose de faciliter dans toute la mesure du possible la reprise des échanges de publications avec les auteurs et les périodiques étrangers.

L'assemblée entend ensuite les communications suivantes :

M. P. Martens. — Sur quelques formations sporangiales et parasporangiales chez les Fougères (voir ce bulletin p 45).

M. F. Demaret. — Une forme nouvelle de *Brachythecium velutinum* (Hedw.) Br. et Schpr var. *validum* (C. Jens., *Bull. Jard. Bot. État*, Brux. XVIII, pp. 97-101, pl. II, fig. 4 (1946).

Forme nouvelle appelée *B. velutinum* var. *validum* f. *uncinatum* Demar. très proche de *B. velutinum* var. *validum*, mais distincte par les feuilles généralement homomalles et 1/3 plus petites, ainsi que par les rameaux souvent un peu enroulés à l'extrémité.

Trois stations analogues dans le district calcaire belge sont connues jusqu'à présent : Stockay St. Georges, Boulade ; Awirs, rives droite et gauche du Ruisseau d'Awirs.

M. C. Sironval. — Expériences sur les stades de développement de la forme filamenteuse en culture de *Funaria hygrometrica* L. (voir ce bulletin p 48)

A l'occasion de cette communication M^{lle} E. FRITSCHÉ a présenté les observations suivantes :

M. Sironval a trouvé que le protonéma de *Funaria hygrometrica* comprend deux régions, la 1^{re} désignée sous le nom de chloronéma est un filament à cellules sans noyau visible, et incapable de donner des tiges ; l'autre dénommé caulonéma, à cellules disposées en filaments qui se ramifient, et dont les noyaux sont bien visibles, donne naissance aux tiges. M. Sironval a employé l'expression « se transforme » au lieu de « donne naissance »,

c'est-à-dire que je crois bien que la cellule apicale du chloronéma entre en vigueur et se cloisonne abondamment, tandis que les autres cellules du chloronéma restent stationnaires.

Et ceci est important, me semble-t-il, car d'après cet exposé, j'ai pensé que la portion désignée sous le nom de chloronéma est en *voie de régression*. Il serait intéressant de savoir si ce fait se généralise chez les Mousses. Dans l'affirmative, on pourrait y voir une transition entre les Algues et les Cryptogames vasculaires ; en effet, on peut comparer entre elles les spores de toutes les Cryptogames, elles germent toutes en donnant un filament.

Mais tandis que chez les Algues, le thalle est formé de filaments persistants et ne se différenciant généralement pas ; chez les Mousses, le thalle complet présenterait trois régions correspondant à des stades bien marqués et précédant la formation des gamètes : 1^{er} stade, le chloronéma ; 2^e stade, le caulonéma ; 3^e stade, la ou les tiges. Ces dernières sont donc les parties les plus jeunes.

Quant aux Cryptogames vasculaires, on peut remarquer que la spore donne un « filament » formé de 2 ou 3 cellules, au sommet duquel se développe une lame foliacée. Il y a donc dans ces thalles deux parties nettement distinctes et qui pourraient être considérées comme étant respectivement les homologues du chloronéma et du caulonéma de *Fumaria hygrometrica*. Mais chez les Cryptogames vasculaires, le « caulonéma » ne produit jamais de tiges thalloïdes, car les gamètes sont situés à la face inférieure du thalle ; c'est là une adaptation à la diminution du degré d'humidité. On a d'ailleurs expérimenté des thalles de sphaignes qui sont devenus foliacés dès qu'ils ont été maintenus dans l'air.

Il n'est pas impossible que l'on trouverait deux parties dans certains thalles de Cryptogames vasculaires, l'une stérile et allongée (homologue du chloronéma de *F. hygrometrica*), l'autre fertile (homologue du caulonéma y compris les tiges) c'est ce que les recherches ultérieures pourraient peut-être révéler.

Quoi qu'il en soit, dans les macrospores, il y a disparition complète de ce qui correspond au chloronéma de *F. hygrometrica*, et aussi régression du caulonéma qui, chez les Gymnospermes ne se retrouve plus que sous forme d'endosperme, tandis que dans les Angiospermes il est réduit aux deux synergides.

En résumé, les Cryptogames cellulaires se seraient succédé comme suit : 1. Les premières ont développé de simples filaments dans l'eau, sans différenciation apparente.

2. Protonéma sur le sol humide ; différenciation en chloronéma, caulonéma, tiges porteuses de gamètes, de l'accouplement desquels résulte un sporogone fugace et peu développé.

En langage imagé, on dirait que les plantes inférieures ont essayé de produire des tiges « gamétogènes », à la faveur d'une humidité suffisante. Cette condition devenant moins favorable à la formation des gamètes, il a « fallu » les rapprocher du sol et les protéger par le thalle, ce qui eut pour résultat de supprimer les tiges « gamétogènes ». En même temps apparaissent les tiges « sporogènes » (sporogone) avec vaisseaux et aussi les racines.

En fait de néologismes, nous estimons que le terme caulonéma n'est pas très heureux, il pourrait être remplacé par le terme *caulogène* qui indique mieux son rôle.

Bref, ces tiges sporogènes vasculaires (sporogone) ont pris un grand développement, elles sont persistantes et produisent un nombre considérable de spores, supplantant aux

difficultés toujours croissantes de leur germination. Enfin on assiste à la transformation des spores en graines avec faculté d'une période de vie latente et où le thalle n'est plus qu'un vague souvenir. C'est le dernier terme actuel de l'évolution et c'est une adaptation à la sécheresse. Nous ignorons si les choses en resteront là.

M. P. Deuse (présentée par M. Willam). — Tubérisation et auxine (voir ce bulletin p 79).

M. Beeli signale que Mme Goossens a préparé un très grand nombre de planches accompagnées de descriptions de champignons du Congo, notamment des genres *Russula*, *Lactaria* etc.

Mme Lefebvre-Giron présente des graines et des divisions de diverses espèces intéressantes, notamment des genres *Primula* et *Lilium* qu'elle met aimablement à la disposition des membres.

La séance est levée à 17 h. 15.

FORMATIONS SPORANGIALES ET " PARASPORANGIALES „ CHEZ QUELQUES FOUGÈRES

par P. MARTENS

Professeur à l'Université de Louvain.

Tout botaniste connaît l'intérêt qui s'attache aux « organes de transition » et aux « organes transformés », tant au point de vue de l'évolution que pour éclairer les problèmes de l'homologie. C'était là un des aspects les plus instructifs de l'étude des organes glanduleux de *Polypodium virginianum*, dont j'ai parlé récemment ici-même (1). Cette étude m'avait porté à confier à une de mes élèves — M^{lle} Nelly PIRARD — une enquête, aussi étendue que possible, sur les organes de ce genre chez les Fougères. En effet on a fréquemment signalé, dans ce groupe, des sporanges « transformés », ou « anormaux », ou « avortés », des « pseudo-sporanges », des « sporangiastrés » (suivant la terminologie de FÉE), ainsi que des formations affirmées « intermédiaires » entre les sporanges vrais et les formations stériles qui les accompagnent chez beaucoup d'espèces : paraphyses, poils indusiaux (glanduleux ou non), écailles, etc. On a décrit par exemple des sporanges transformés en un « entonnoir » stérile, d'autres n'ayant conservé de leur paroi que l'anneau de déhiscence, d'autres ayant étalé et dispersé les cellules de celui-ci. Mais l'abondance relative de ces signalements n'est guère en rapport avec leur précision ; la plupart sont à peine utilisables, aucun n'ayant donné lieu à un examen approfondi. Et l'étude attentive de la littérature m'a convaincu de ce que les auteurs de ces références ignoraient presque toujours à quoi ils avaient affaire en réalité.

L'enquête à laquelle s'est livrée M^{lle} PIRARD — et qui est loin d'épuiser le sujet — a porté sur plus de 50 espèces et je résumerai, dans cette note préliminaire, les résultats acquis pour les cas les plus intéressants (2). Chaque fois que le matériel recueilli le permettait, nous avons remonté à l'origine de ces formations et suivi leur différen-

(1) Vol. 76, p. 37. Voir aussi : *Bull. J. Bot. Bruxelles*, 17, 1-14, 4 fig. ; *La Cellule*, 49, 383-403. 3 planches.

(2) Mémoire *in extenso*, avec planches, à paraître dans « *La Cellule* », vol. 51.

ciation progressive, cette méthode ontogénétique restant la plus sûre pour déceler la signification et la valeur d'une structure ou d'un organe.

Alsophila excelsa et *A. elegans* présentent, mêlées aux sporanges vrais, des « capsules » massives et pluricellulaires, portées par un pédoncule étroit et prolongées par une longue crête recourbée. A l'origine, c'est un poil formé d'une seule file cellulaire. Mais la région moyenne conserve plus longtemps son caractère méristématique et elle subit secondairement des divisions périclinales et anticlines, qui donneront naissance à la fausse « capsule » sporangiale.

Acrostichum aureum porte de volumineuses ampoules pédicellées, hérissées de ramifications. Le développement montre que c'est la tête unicellulaire d'un poil glanduleux pluricellulaire qui subit tardivement un bourgeonnement dans tous les sens, non suivi de cloisonnement, — phénomène plutôt rare chez les plantes supérieures.

Vittaria elongata est un bon exemple de « sporangiastre » en forme d'entonnoir. En fait, il s'agit d'une simple paraphyse à tête renflée, dont la paroi s'épaissit moins au sommet que sur les flancs de la cellule apicale. La déshydratation provoque ultérieurement un affaissement profond et régulier de ce sommet ; d'où la forme en entonnoir.

Vittaria lineata montrerait, à l'état adulte, des « sporangiastres » réduits au pédicelle et à l'anneau, avec les cellules caractéristiques de celui-ci, épaissies en U. Or, si l'on remonte à l'origine de ces formes, on voit un poil *unicellulaire* se recourber en crosse et la paroi concave s'épaissir bien plus que la paroi convexe. Celle-ci subit alors — sauf en quelques points écartés — un clivage membranaire, suivi de l'affaissement progressif de la pellicule interne (en U) dans la cavité cellulaire. D'où une *imitation* — vraiment très réussie ! — d'un anneau sporangial typique. Les points où le décollement ne s'est pas réalisé figurent les pointes de l'U.

Polypodium blandum aurait, selon FÉE, « des sporangiastres extraordinaires », les cellules de l'anneau étant étalées sur un filament recourbé en crosse. Nous avons retrouvé ces formations et constaté que les prétendues cellules de l'anneau sont des cellules *glanduleuses*, dont la matière de sécrétion, soulevant la cuticule, *imite* plus ou moins l'épaississement. Ces cellules forment de courtes ramifications unicellulaires et *unilatérales* sur une paraphyse pluricellulaire, la ramification même provoquant le recourbement progressif du poil.

Polypodium lepidotum fournit un bon exemple de paraphyses ou écailles peltées. Nous avons pu vérifier que les parois périclinales y sont d'une égale minceur sur les deux faces, ce qui exclut toute analogie avec l'épaississement des cellules de l'anneau, contrairement à l'affirmation de BUSCALIONI.

Tous ces exemples montrent que les formations interprétées par les auteurs comme « sporanges transformés » ou « sporangiastres » ne méritent aucunement ce nom et n'ont rien à voir avec un organe reproducteur. Voici, pour terminer, un cas dont la signification est bien différente :

Vittaria scolopendrina. L'ébauche du sporange est normale, mais les cellules du

pédicelle se vésiculisent rapidement et secrètent des tannins. Cette activité *sécrétrice* du pédicelle ralentit l'activité *mitotique* de la capsule, qui n'achève qu'avec retard son développement. Finalement la capsule sporifère est perchée au sommet d'un pédicelle, transformé en organe renflé et glanduleux.

D'autre part, cette transformation entraîne un mode de déhiscence et de dissémination tout-à-fait original. L'anneau ne fonctionne presque jamais comme tel (au moins dans notre matériel). Le sporange mûr ne perd pas ses spores. *Il perd la tête* (au sens propre !), la capsule se détachant du pédicelle au niveau de cellules plus ou moins spécialisées. Et le contenu sporal s'échappe tout simplement par le trou béant de la décapitation !

Mais la différenciation glanduleuse peut ne pas se limiter au pédicelle et gagner l'ébauche de la capsule. Celle-ci devient alors incapable de poursuivre son développement normal et n'atteint jamais le stade d'archéspore. *La fonction glanduleuse a bloqué la fonction reproductrice*. Exceptionnellement, la vésiculisation peut même gagner l'apicale de l'ébauche sporangiale *avant* le cloisonnement péricline de celle-ci. Ce cloisonnement ne se produisant pas, il n'y a même plus de « cellule centrale » et l'organe est, de nouveau, exclusivement glanduleux.

Dans ces deux derniers cas seulement, on pourrait parler de « sporangiastrès ». Il s'agit bien alors — comme chez *Polypodium virginianum* — d'un organe de valeur sporangiale, mais profondément transformé par une différenciation nouvelle, sécrétrice, et cela au point d'avoir perdu tout rôle reproducteur et de conserver à peine une trace de son origine et de sa signification première.

*Institut J. B. Carnoy, Louvain.
Laboratoire de Cytologie et de Botanique.*

EXPÉRIENCES SUR LES STADES DE DÉVELOPPEMENT DE LA FORME FILAMENTEUSE EN CULTURE DE *FUNARIA HYGROMETRICA* L.

par C. SIRONVAL

Licencié en Sciences Botaniques.

I. — INTRODUCTION.

Les phénomènes de morphogénèse qui accompagnent le développement des végétaux supérieurs ont fait l'objet de nombreuses recherches au cours des 20 dernières années. Peu de travaux sont consacrés aux végétaux inférieurs. Pourtant le matériel qu'ils fournissent semble propice. (Voir à ce propos Hämmerling (1934) Kühn et Moewus (1940)).

C'est pourquoi nous avons songé à aborder l'étude du développement et de la morphogénèse chez les végétaux en utilisant des organismes simples chez lesquels ces phénomènes sont bien visibles dès les 1^{ers} stades.

Monsieur le Professeur Bouillenne nous a suggéré de prendre comme matériel une Muscinée.

On sait que ces végétaux se présentent, au cours de la vie du gamétophyte, sous deux formes différentes. La germination de la spore donne un ensemble de filaments, le *protonéma*, sur lequel apparaissent plus tard des *tiges feuillées*.

Nous nous sommes fixé le but de rechercher les facteurs qui interviennent dans la formation de la tige à partir du protonéma filamenteux.

Il s'agit d'abord de connaître comment se présente le protonéma au cours de sa croissance et de repérer si certains phénomènes n'y précèdent pas la formation des tiges.

Cette partie de notre travail fait l'objet de la présente note.

Selon les auteurs, le protonéma revêt plusieurs aspects. Il y a deux écoles (Tableau I).

L'École de MULLER-THURGAU (1874) envisage l'existence d'un *sporen-vorkeim*, ensemble de filaments issus de la spore. Le *sporen-vorkeim* comprend des filaments verts à parois transversales droites (pour Müller, c'est le protonéma proprement dit)

et des filaments bruns à parois transversales obliques que MÜLLER désigne, sous le nom de rhizoïdes. Parallèlement au sporen-vorkeim, MÜLLER distingue un *zweig-vorkeim*, ensemble de filaments en connection avec les tiges. Le *zweig-vorkeim* comporte des filaments principaux à parois transversales obliques, desquels partent des ramifications disposées selon un ordre bien défini. Les filaments de protonéma sont donc classés par MULLER selon leur *origine* (*sporen* et *zweig-vorkeim*), la forme variant avec celle-ci.

TABLEAU I

MULLER-THURGAU (1874)

« Sporenvorkeim »		« Zweigvorkeim »
= tout filament issu de la spore.		= des filaments en connection avec la Tige qui lui servent de rhizoïdes, mais peuvent aussi assurer la propagation végétative.
protonéma	pénètre dans le sol	rhizoïdes.
1) Cloisons transversales perpendiculaires à l'axe de croissance.	1) Cloisons transversales obliques sur l'axe de croissance.	1) cloisons transversales obliques disposées d'une certaine façon (th. de Müller).
2) filaments chlorophylliens.	2) filament non chlorophyllien.	2) disposition spéciale des ramifications le long du filament.

CORRENS (1899)

Protonéma = l'ensemble de tout ce qui est filamenteux.

<i>Chloronéma.</i>		<i>Rhizoïdes.</i>
1) cloisons transversales perpendiculaires à l'axe.	Toutes les formes	1) cloisons transversales obliques sur l'axe.
2) nombreux chloroplastes bien formés.	intermédiaires	2) très petits chloroplastes ou leucoplastes.
3) les membranes ne brunissent pas.	sont possibles.	3) les membranes brunissent avec l'âge.

WESTERDIJCK (1907)

<i>Protonéma</i>		<i>Rhizoïdes.</i>
1) cloisons transversales perpendiculaires à l'axe de croissance.	Beaucoup de formes de passage.	1) cloisons transversales obliques par rapport à l'âge de croissance.
2) membrane non colorée.		2) les membranes se colorent en brun ou en rouge.
3) le filament entier rempli de chloroplastes.		3) les extrémités des filaments sans couleur remplis de protoplasme.
4) les ramifications de la grosseur du filament principal.		4) Leucoplastes petits et allongés.
	D'où	5) les ramifications souvent plus fines que le filament principal

= les 2 formes extrêmes d'une même chose.

L'autre école, celle de CORRENS (1899), contrairement à la première, ne tient aucun compte de l'origine des filaments. Ceux-ci se présentent sous deux aspects *morphologiques* bien définis : le *chloronéma*, filaments verts à parois transversales droites, et les *rhizoïdes*, filaments bruns à parois transversales obliques, entre lesquels tous les intermédiaires existent. Il n'y a pas de correspondance entre l'origine et la forme des filaments.

Les descriptions présentées par MULLER et CORRENS, ainsi que par l'ensemble des auteurs qui les suivent (WESTERDIJK 1907 ; SERVETTAZ, 1913 ; CHALAUD, 1932) sont fort imparfaites. Elles constituent certes des classifications commodes pour donner un nom à tel ou tel objet qu'on a sous les yeux ; mais elles ne permettent pas de se rendre compte du moment auquel le protonéma se présente sous tel ou tel aspect au cours de sa vie.

Ce n'est pas l'effet du hasard : cette imprécision résulte des méthodes d'observation.

Les anciens cultivent sur du terreau, les modernes sur de l'agar, mais les uns et les autres prélèvent les filaments des cultures sans noter l'âge de ces cultures, ni l'endroit où le prélèvement a été effectué. Il en résulte qu'on mêle dans une même préparation, sans s'en rendre compte, des filaments jeunes à des filaments vieux. *

La seule méthode d'observation qui nous paraît rigoureuse et légitime consiste à suivre *sans rien déranger* la croissance des filaments depuis la germination jusqu'à l'apparition de la tige, dans des conditions bien déterminées.

C'est ce que nous avons fait.

Nous avons réalisé des cultures pures de *FUNARIA HYGROMETRICA* L (1) en boîte de Pétri et en Erlenmeyer sur gélose additionnée de la solution qu'El. et Em. Marchal mirent au point en 1906 (2). Les cultures ont été disposées en serre et nous avons observé à travers le couvercle des boîtes de Pétri la croissance des filaments. Nous avons ainsi repéré sur le vivant un certain nombre de phénomènes caractéristiques qui marquent les étapes du développement. Chaque aspect a été étudié ensuite, sur le vivant, au fort grossissement (préparation à l'eau), lorsque sa localisation dans le temps et dans l'espace avait été enregistrée. Toutes les cultures en boîtes de Pétri et en Erlenmeyer montrent les mêmes stades.

(1) Les cultures sont obtenues selon les techniques de culture de tissus mises au point par Gautheret. Les sporanges sont passés à l'alcool, on les ouvre ensuite et on ensemente aseptiquement.

(2) La solution de Marchal contient pour 1 litre d'eau distillée :

Nitrate d'ammonium	1 gr
Sulfate de potassium	0,5 gr
Sulfate de magnésium	0,5 gr
Sulfate de calcium	0,5 gr
Phosphate d'ammonium	0,5 gr
Sulfate de fer	0,01 gr

2. — LES STADES MORPHOLOGIQUES DU DÉVELOPPEMENT DE *FUNARIA HYGROMETRICIA* L. DE LA SPORE A LA TIGE.

Immédiatement après la germination de la spore et pendant une vingtaine de jours, le protonéma consiste en un ensemble de filaments verts, ramifiés peu abondamment et irrégulièrement. Chacun de ces filaments est issu des divisions successives d'une cellule apicale unique et est constitué de cellules identiques disposées les unes derrière les autres. Les parois qui séparent les cellules sont perpendiculaires à l'axe de croissance du filament, ou très légèrement obliques. Si on observe les cellules sur le vivant, sans coloration, les noyaux sont invisibles ou à peine discernables, même dans celles qui contiennent relativement peu de chloroplastes. Ces derniers sont gros, aplatis, elliptiques. Ils sont appliqués contre la membrane et forment une véritable gaine (fig. 1 et 2) laissant au centre un espace qui paraît être occupé par une vacuole. La membrane est hyaline.

Nous proposons d'appeler l'ensemble de ces filaments *chloronéma* du nom utilisé par CORRENS pour désigner des filaments intensément verts, qui paraissent être du même type (gros chloroplastes, parois transversales droites).

Le chloronéma est incapable de faire des tiges. On peut, dans certaines conditions, le conserver en culture jusqu'à la mort (80 jours) sans que les tiges feuillées se forment. Dans les conditions de culture normales, en serre, à la lumière naturelle, le chloronéma cesse de grandir au bout de 20 à 45 jours. A ce moment, la plupart de ses cellules dégèrent, se vident et brunissent, les chloroplastes disparaissent (Fig. 3, 4, 5). Cependant, certaines cellules *apicales* restées vivantes et bien vertes changent de forme, puis se divisent rapidement, constituant un filament principal qui se ramifie fortement et régulièrement (Fig. 6, 7, 8, et 21).

La nouvelle formation qui s'organise est fort différente du chloronéma : *elle est seule capable de donner naissance à des tiges* (fig. 22). Pour cette raison, nous proposons de l'appeler *Caulonéma*. La cellule apicale du filament principal de caulonéma est très chlorophyllienne, mais les chloroplastes y sont petits et ronds, toujours beaucoup plus nombreux à l'apex qu'ils bourrent (Fig. 9, 10 et 11). Le noyau est bien visible sur le vivant. Il est volumineux, muni d'un gros nucléole hyalin, et situé en général dans la partie centrale de la cellule.

Le filament principal, provenant des divisions successives de la cellule apicale, a des parois obliques sur l'axe (fig. 9 et 12). Chaque cellule est munie d'un petit nombre de chloroplastes. Le noyau, visible sur le vivant, est du même type que celui de la cellule apicale (fig. 12). Les parois brunissent avec l'âge mais on n'observe pas de phénomènes de dégénération semblables à ceux qui caractérisent le chloronéma (fig. 8).

Chaque cellule du filament principal porte une ramification située toujours contre la paroi transversale apicale (Fig. 7 et 8). Les ramifications sont beaucoup plus chlorophylliennes que le filament principal. Leurs membranes transversales sont droites en général ; les noyaux invisibles sur le vivant (fig. 13).

Elles portent elles-mêmes des ramifications secondaires qui à leur tour en portent souvent de tertiaires, toutes du même type (Fig. 8).

Le caulonéma grandit pendant deux à trois mois, couvrant souvent à partir d'un semi normal une surface de 10 à 15 cm. carrés. *Vers le 60^e jour, les tiges apparaissent.* Elles se forment dans nos conditions de culture, à partir d'une cellule bien déterminée : la cellule de base de la ramification primaire du filament principal de caulonéma (fig. 14 et 22). Les tiges ne se forment donc pas n'importe où sur le protonéma : une seule cellule du caulonéma *peut dans nos conditions de culture, leur donner naissance.*

La première manifestation visible de la formation d'une tige consiste en une hernie latérale qui gonfle fortement à partir de la cellule de base d'une ramification primaire et se sépare par une paroi (suivre sur les fig. 14, 15 et 16). La nouvelle cellule ne s'allonge pas selon un axe principal ; elle grossit et se divise par une cloison inclinée à 45 degrés sur l'axe, paroi (1). La cellule supérieure a la forme d'une calotte sphérique : elle garde cet aspect et bientôt une cloison y apparaît inclinée également de 45 degrés sur l'axe, mais faisant avec la paroi (1) un angle de 60 degrés, paroi (2). La 3^e division de la cellule supérieure se fait encore selon un plan incliné à 45 degrés sur l'axe ; ce plan fait avec chacune des parois (1) et (2) un angle de 60 degrés, paroi (3). On obtient ainsi au sommet une cellule (D) dont la paroi supérieure est sphérique et dont les trois parois inférieures, toutes inclinées sur l'axe de 45°, font entre elles des angles de 60 degrés.

Dans la suite, les cellules extérieures A', A'', B', B'', se multiplient rapidement, sans qu'il soit possible de définir de règle stricte, et forment un grand nombre de cellules fortement gonflées. En même temps, la cellule apicale se divise selon des plans parallèles aux trois parois inférieures, d'abord à la paroi (1) puis à la paroi (2) et ainsi de suite.

Le bourgeon se présente alors comme une petite boule dont la partie inférieure est constituée de grandes cellules disposées un peu au hasard, tandis que la partie supérieure, avec la cellule apicale en son centre, est formée de cellules plus petites et agencées régulièrement (fig. 16).

Bientôt, certaines cellules de la base du bourgeon s'étirent ; une division par un plan oblique se produit dans chacune d'elles, donnant des cellules apicales de filaments rectilignes, à parois transversales obliques, peu ramifiées, croissant rapidement vers le bas, mais dont la longueur ne dépasse pas 1 cm. dans nos cultures. Ces organes, qu'il serait utile d'étudier en détail, sont propres à la tige et apparaissent avec elle. Nous proposons de leur réserver exclusivement le nom de *rhizoïdes* (Fig. 16, 20 et 22).

Nos observations montrent que le développement de FUNARIA HYGROMETRICA L. de la spore à la tige comporte quatre étapes morphologiques successives : la spore, le chloronéma, le caulonéma, la tige porteuse de rhizoïdes. Au stade chloronéma, comme au stade caulonéma, la mousse revêt une forme filamenteuse à l'ensemble de laquelle nous proposons d'appliquer l'ancien terme : protonéma. Ainsi, le protonéma présente deux stades : le chloronéma, auquel succède le caulonéma. Les tiges se forment uniquement à partir du caulonéma qui joue dans le processus un rôle essentiel. Nous allons nous attacher à rechercher les conditions de la production du caulonéma par le chloronéma.

TABLEAU II

N° des cultures	Époque à laquelle la croissance du chloronéma débute, (Germination)	Surface au 6 ^e j. : après la germination mm ²	S au 15 ^e j. mm ²	S au 18 ^e j. mm ²	S au 24 ^e j. mm ²	S au 27 ^e j. mm ²	S au 31 ^e j. mm ²	S au 37 ^e j. mm ²	S au 41 ^e j. mm ²	S au 48 ^e j. mm ²	S au 66 ^e j. mm ²
48	6 ^e jour	3	3	3	12	12	12	12	26	37	170
49	6 ^e j.	2	2	2	16	16	16	16	33	68	164
50	6 ^e j.	2	2	2	10	10	10	10	21	24	130
51	6 ^e j.	3	14	14	14	14	14	23	46	86	197
52	3 ^e j.	5	22	22	54	61	—	168	313	on prélève du caulonéma on prélève du caulonéma	
53	2 ^e j.	8	58	58	78	86	—	135	219		
54	3 ^e j.	5	20	20	36	39	—	67	138	163	213
55	3 ^e j.	3	3	3	18	18	18	29	48	90	212
56	2 ^e j.	3	20	20	30	—	—	46	120	193	497

DIAGRAMME 1

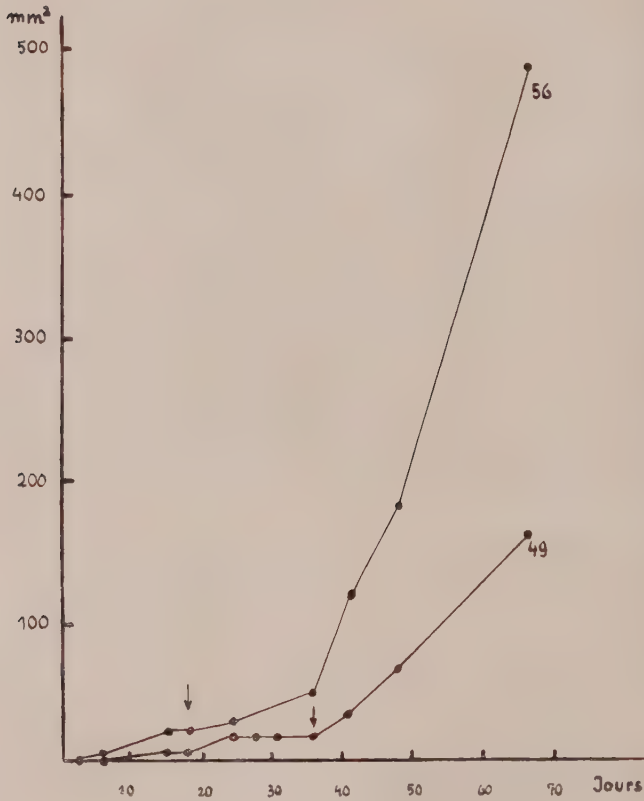


DIAGRAMME 1 — Courbe de croissance de deux cultures pures à la lumière naturelle.
La flèche indique le moment où apparaît le caulonéma. Juste avant la flèche, le plateau qui fait suite à la période de croissance du chloronéma.
Chaque courbe représente la croissance d'une culture (culture 56 et culture 49).

3. — RECHERCHE DES FACTEURS CAPABLES D'INFLUENCER LA PRODUCTION DU CAULONÉMA PAR LE CHLORONÉMA.

Pour déterminer le moment précis de l'apparition du caulonéma dans les cultures nous nous sommes servis des courbes de croissance du protonéma.

A la lumière naturelle, on peut établir ces courbes en mesurant à intervalles réguliers la surface occupée sur l'agar par le protonéma. Cette opération se fait à l'aide d'un papier cadrillé en mm².

A la lumière artificielle, on mesure de la même manière la croissance du caulonéma. Mais celle du chloronéma, qui, dans ces conditions, se dresse verticalement vers la source de lumière, est étudiée à l'aide d'un cathétomètre. La croissance est donnée dans ce cas, non en mm², mais en mm.

A. Culture du protonéma à la lumière naturelle.

La courbe de croissance du protonéma, à la lumière naturelle, en serre, sur agar additionné de la solution nutritive de MARCHAL, en culture pure, présente deux cycles successifs séparés par un plateau (diagr. 1 ; Tab. II). Il y a d'abord entre le semi et la germination une période de 2 à 6 jours, puis le protonéma se met à croître, d'abord si lentement qu'il est à peine possible de noter sa croissance, puis beaucoup plus vite, jusqu'à atteindre une certaine surface (15^e jour pour les cultures 51, 52, 53, 54, 56 et 24^e jour pour les cultures 48, 49, 50, 55), à laquelle il stationne pendant 3 à 12 jours pour repartir au 18^e et au 36^e jour (Voir l'aspect des cultures âgées de 43 jours, fig. 21).

Les préparations microscopiques faites chaque jour montrent que le 1^{er} cycle correspond à la croissance du chloronéma ; le second, à celle du caulonéma.

Si on suit sur le diagramme 1, culture 56, on rencontre au départ une période de croissance lente allant de la germination au 15^e jour (1^{er} cycle : chloronéma) ; puis un court plateau ; puis au 18^e jour une brusque reprise de croissance qui correspond à la production du caulonéma (2^e cycle, flèche).

La courbe de la culture 49 du diagramme I a la même allure que la courbe de la culture 56, mais ici le plateau est très long.

Toutes les cultures à la lumière naturelle présentent les deux cycles et le plateau : le chloronéma produit toujours du caulonéma entre le 18^e et le 36^e jour (Tableau II).

B. Culture du protonéma à la lumière artificielle, à la cave.

a) Première expérience. — Culture en lumière artificielle continue.

Si la culture se fait en lumière artificielle (1) continue, dans une cave parfaitement opaque à la lumière naturelle, à une température constante de 23 degrés, sur agar

(1) On éclaire à l'aide de 6 lampes Philips de 200 Watt distantes des cultures de 75 cm.

additionné de la solution de MARCHAL, on n'obtient pas de caulonéma pour autant qu'on travaille en culture pure. Le chloronéma très phototropique, s'allonge vers les lampes (Fig. 19 et 22) ; bientôt le palier est atteint : mais il n'y a pas de reprise de croissance, il n'y a pas de caulonéma (Diagr. 2 ; Tab. III).

DIAGRAMME 2

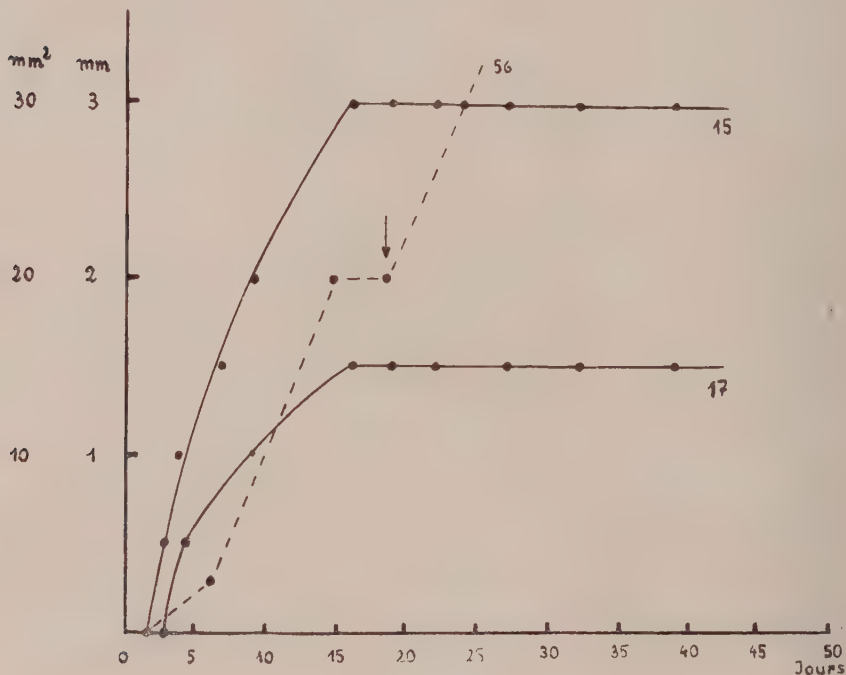


DIAGRAMME 2. — *En trait plein* : courbe de croissance des cultures pures 15 à 17 à la lumière artificielle : pas de caulonéma.

En pointillé : courbe de croissance de la culture pure 56 en lumière naturelle. Dans ce cas, (après la période de croissance du chloronéma et le plateau), reprise de croissance et apparition du caulonéma indiquée par la flèche.

L'observation microscopique confirme les conclusions tirées de la courbe.

On ne trouve jamais de caulonéma dans les cultures pures entretenues à la lumière artificielle continue.

b) *Deuxième expérience.* — *Alternance de périodes d'éclairage artificiel et de périodes d'obscurité.*

Il est possible que le caulonéma ne se forme pas dans l'expérience précédente

TABLEAU III

N° des cultures	Époque à laquelle la croissance du chloronéma débute (Germination)		Hauteur au 3 ^e j. : après la germination mm	H. au									
				4 ^e j.	7 ^e j.	9 ^e j.	16 ^e j.	19 ^e j.	27 ^e j.	32 ^e j.	32 ^e j.	39 ^e j.	60 ^e j.
15	2 ^e jour	0,5	1	1,5	?	3	3						
16	3 ^e j.	—	0,5	1	1,5	2,5	2,5						
17	3 ^e j.	—	0,5		1	1,5	1,5						
18	2 ^e j.	0,5	1	1,5	2	3	3						
19	2 ^e j.	0,5	1	1,5	2	3	3						
20	3 ^e j.	—	0,5	1	1,5	2,5	2,5						
21	2 ^e j.	0,5	1	1,5	2	3	3						
25	2 ^e j.	0,5	1	1,5	2	3	3						
26	7 ^e j.	—	—	—	0,5	1	1						
27	3 ^e j.	—	0,5	1	1,5	2,5	2,5						
28	2 ^e j.	0,5	1	1,5	2	3	3						
29	3 ^e j.	—	0,5	?	1	1,5	1,5						
30	3 ^e j.	—	0,5	1	1,5	2,5	2,5						
31	7 ^e j.	—	—	—	0,5	1	1						

MÊME CHIFFRES
JUSQU'AU
60^e j.
(MORT)

TABLEAU IV

N° des cultures	Date à laquelle se produit la germination	Hauteur au 9 ^e j. : après la germination mm		H.									
		16 ^e j.	22 ^e j.	27 ^e j.	32 ^e j.	39 ^e j.	60 ^e j.	60 ^e j.	60 ^e j.	60 ^e j.	60 ^e j.	60 ^e j.	60 ^e j.
22	7 ^e jour	1	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5
24	9 ^e j.	0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
33	7 ^e j.	1	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5
34	7 ^e j.	1	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,5

MÊMES CHIFFRES
JUSQU'AU
60^e JOUR
(MORT)

parce qu'on éclaire constamment les cultures. On sait que la photopériodicité joue un rôle dans certains phénomènes de développement (sexualisation, GARNER ET ALLARD, 1920). Il est donc utile de réaliser une expérience au cours de laquelle les cultures sont soumises à une alternance de 12 h. de lumière artificielle et de 12 h. d'obscurité.

Quatre Erlenmeyersensemencés aseptiquement de spores ont été traités de cette façon. Nous n'avons pas obtenu de caulonéma (Tableau IV ; Diagr. 3).

DIAGRAMME 3

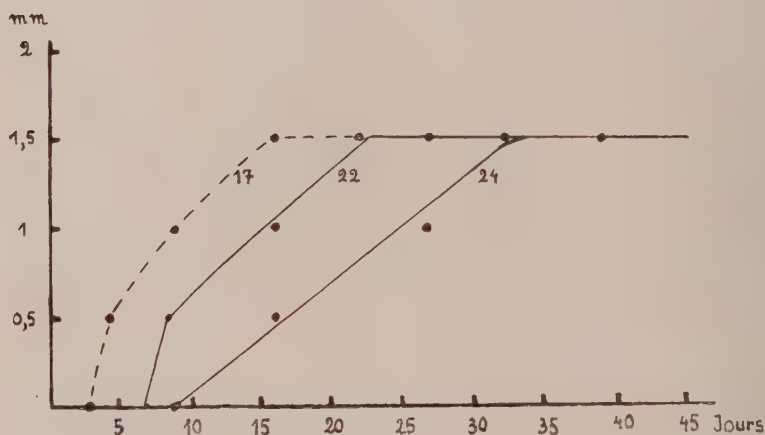


DIAGRAMME 3. — *En trait plein* : courbe de croissance des cultures pures 22 et 24 soumises à des alternances de 12 h. de lumière artificielle et de 12 h. d'obscurité.

En pointillé : courbe de croissance de la culture N° 17 exposée constamment à la lumière artificielle.

Dans les 2 cas : pas de caulonéma.

On constate que l'arrêt de croissance du chloroména se produit plus tard que dans le cas des cultures soumises à un éclairage continu (en pointillé sur le diagr. 3) ; il n'est pas suivi de reprise de croissance : *pas de caulonéma*.

c) *Troisième expérience*. — *Cultures soumises d'abord à l'éclairage naturel, ensuite à l'éclairage artificiel*.

La condition de culture : lumière naturelle en serre apparaît comme intervenant dans les processus responsables de la formation du caulonéma.

Nous nous sommes demandé s'il était nécessaire, pour obtenir du caulonéma, de laisser constamment les cultures à la lumière naturelle en serre. Il se pourrait que du chloronéma qui a grandi pendant un certain temps à la lumière naturelle ait acquis

certaines propriétés qui lui permettraient de se transformer en caulonéma, même après avoir été remis à la lumière artificielle, alors que, à la lumière artificielle, nous n'en avons jamais observé jusqu'ici. (Théorie des phases de développement de Lysenko, 1932-1934).

Nous opérons comme suit : 19 cultures pures sont placées en serre. Après 3 jours, une culture est mise en cave à la lumière artificielle ; après 6 jours, une seconde ; après 9 jours, une troisième et ainsi de suite pour 10 cultures. (Diagr. 4).

DIAGRAMME 4

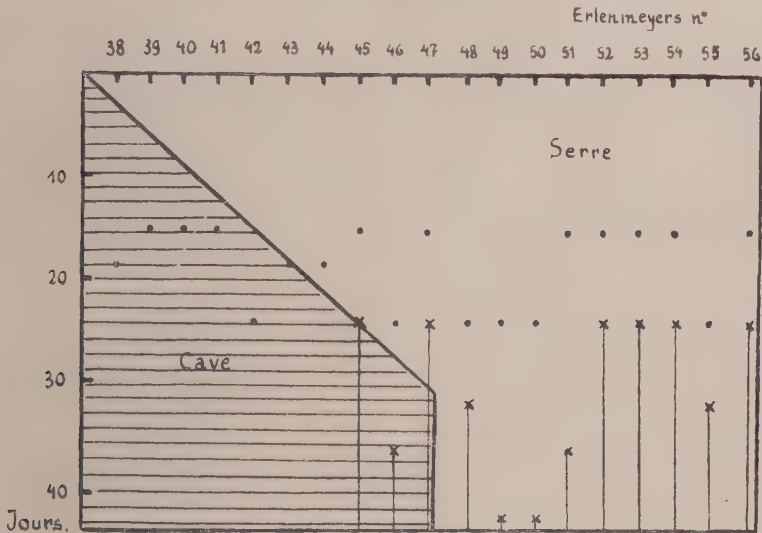


DIAGRAMME 4. — Les points correspondent à la fin de la croissance du chloronéma. L'apparition du caulonéma est indiquée par une croix.

Chaque culture est représentée par une droite parallèle à l'ordonnée. Par exemple, pour la culture 45, le chloronéma grandit jusqu'au 15^e jour marqué par un point. Puis c'est le plateau du 15^e au 24^e jour. A ce moment, reprise de croissance sous forme de caulonéma marquée par une croix. En même temps, la culture est mise en cave, à la lumière artificielle. Elle continue à grandir sous forme de caulonéma.

Pour la culture 41, au 12^e jour, elle va à la cave ; au 15^e jour, arrêt de croissance du chloronéma (point). Pas de croix = pas de reprise de croissance = pas de caulonéma.

Le diagramme 4 montre que les Erlenmeyer N. 38 à 44 qui sont restés moins de 24 jours à la lumière naturelle ne donnent pas de caulonéma à la lumière artificielle ; tandis que les Erlenmeyer qui sont restés plus de 24 jours à la lumière naturelle, ou bien donnent du caulonéma peu avant d'être mis en cave (qui continue à grandir dans ces conditions), ou bien, comme l'erlenmeyer 46, en forment en cave (36^e jour).

Toutes les cultures témoins qui restent à la lumière naturelle produisent normalement du caulonéma.

Nous dirons que pendant les 24 premiers jours, la condition de culture : lumière naturelle en serre, peut déterminer les réajustements biochimiques ou autres nécessaires à la production du caulonéma. Cette production peut alors s'observer même en lumière artificielle. *La lumière naturelle exerce donc une action déterminante sur la production du caulonéma en culture pure.*

C. — Culture du protonéma en présence de microorganismes.

Nous avons parlé jusqu'ici de cultures pures.

L'examen de documents publiés par SERVETTAZ (1913) montre que certains microorganismes ont un effet activant sur le développement. SERVETTAZ écrit qu'« une espèce à filaments blancs très étroits... et qui paraît être un *Oospora*... a une action particulièrement activante sur la végétation de *Phascum cuspidatum* », c'est-à-dire sur la croissance. L'auteur appuie son affirmation d'une photo qui montre deux tubes à essais, l'un pur, l'autre infecté : dans le premier, on constate la présence de protonéma, tandis que l'autre montre de longues tiges bien constituées. En réalité, cette action activante sur la « végétation » l'est aussi, selon nous, sur le développement.

Nous avons vérifié cette présomption.

Nous avons laissé s'infecter un certain nombre de cultures pures en les ouvrant à l'air. Alors qu'en lumière artificielle, les cultures pures ne contiennent que du chloronéma, nous avons constaté que la plupart des cultures infectées donnent du caulonéma en lumière artificielle.

Nous avons isolé une souche de *Penicillium* particulièrement active à cet égard (Fig. 17, 18, 19, 20). En nous servant de cette souche, nous avons réalisé les expériences suivantes.

a) Première expérience :

Si on infecte la culture au moment où on sème les spores, le chloronéma, même en lumière artificielle, produit du caulonéma. L'apparition du caulonéma a lieu entre le 25^e et le 45^e jour de culture ; ces dates sont analogues à celles que l'on obtient en lumière naturelle (Tableau V).

Le diagramme 5 montre l'aspect de la courbe de croissance de la Culture 71, infectée, à la lumière artificielle. Il y a d'abord le cycle du chloronéma, puis le plateau, puis le cycle du caulonéma.

TABLEAU V.

ÂGE DU CHLORONÉMA AU MOMENT DE L'APPARITION DU CAULONÉMA.			
Cultures infectées au départ, à la lumière artificielle.		Cultures pures, à la lumière naturelle.	
N ^o des cultures	Âge du Chloronéma	N ^o des cultures	Âge du Chloronéma
2	29	48	41
4	42	51	30
71	32	52	24
		56	18

DIAGRAMME 5

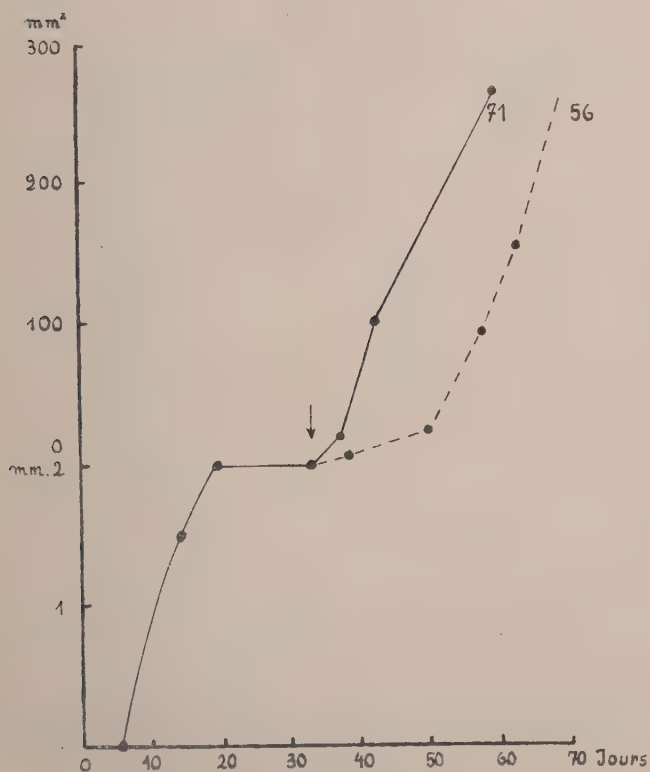


DIAGRAMME 5. — *En trait plein* : courbe de croissance de la culture 71 à la lumière artificielle en présence de Pénicillium. Jusqu'à la flèche, la croissance du chloronéma est mesurée en mm. Celle du caulonéma, qui fait suite, en mm².

En pointillé : courbe de croissance du caulonéma de la culture 56 en lumière naturelle. On voit que les courbes de croissance du caulonéma en lumière naturelle et artificielle ont à peu près même inclinaison (à peu près même vitesse de croissance).

La courbe de croissance du chloronéma de la culture 56 n'est pas indiquée.

b) *Deuxième expérience :*

Si on infecte non pas au moment du semis, mais après 9, 14, 20 etc. jours de culture, on constate que le caulonéma n'apparaît pas plus tard que lorsqu'on infecte au départ ; il se forme toujours entre le 25^e et le 45^e jour (Tableau VI). Plus on infecte tard, moins il faut de temps pour que le chloronéma réponde à la présence de l'infection en produisant du caulonéma.

Le diagramme 6 montre que tout se passe comme si, entre le 25^e et le 35^e jour, le chloronéma était particulièrement sensible à la présence de la moisissure.

DIAGRAMME 6

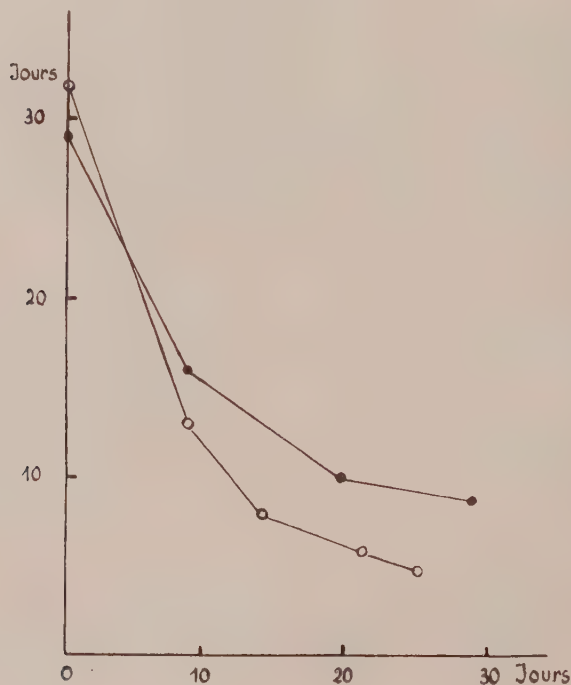


DIAGRAMME 6. — En abscisse le temps en jours pendant lequel la culture est restée pure (moment auquel on a infecté la culture, exprimé en jours). En ordonnée, le temps qu'il a fallu pour que le chloronéma réponde à l'introduction des moisissures en donnant du caulonéma. Chaque courbe correspond à une série d'expériences.

c) *Troisième expérience.*

Si on infecte un mois avant d'effectuer le semis, le caulonéma apparaît, dans les

TABLEAU VI

1 ^{re} Série + Infections diverses					2 ^{me} série : Penicillium Sp.				Témoins		
N ^o Cult.	Résultat	Age du Chloronéma lors de l'infection (A)	Époque de l'apparition du Caulonéma (B)	(B --- A)	N ^o Cult.	Résultat	Age du Chloro- néma lors de l'infec- tion (A)	Époque de l'apparition du Caulonéma (B)	(B - A)	N ^o Cult.	Résultat
2	+	0 j.	29	29	71	+	0 j.	32 j.	32	18	—
3	+	0 j.	42	42	69	—	9 j.	22 j.	13	26	—
21	+	9 j.	25	16	70	+	14 j.	22 j.	8	27	—
4	+	20 j.	30	10	72	+	21 j.	27 j.	6	28	—
1	+	29 j.	38	9	74	+	25 j.	30 j.	5	29	—
										73	

— = caulonéma.

--- = pas de caulonéma.

limites de temps normales, entre le 25^e et le 45^e jour (Tableau VII). Le séjour préalable du *Penicillium* dans le milieu ne permet pas d'obtenir du caulonéma plus rapidement.

Tous ces faits peuvent s'interpréter en admettant :

- 1) *que les infections, et en particulier la souche de PENICILLIUM isolée, fournissent au milieu une ou plusieurs substances qui favorisent la production du caulonéma ;*
- 2) *que le chloronéma est particulièrement sensible à l'égard de ces substances entre le 25^e et le 35^e jour à cause de la présence dans le chloronéma de cet âge exclusivement d'une ou plusieurs autres substances indispensables à la production du caulonéma.*

L'expérience suivante semble confirmer cette interprétation :

d) *Quatrième expérience.*

Nous ensemençons 10 Erlenmeyer aseptiquement et nous les plaçons à la lumière artificielle. Le chloronéma se développe jusqu'à la mort sans donner de caulonéma.

Au 82^e jour, nous infectons deux de ces Erlenmeyer, contenant du chloronéma mort, à l'aide de *PENICILLIUM* et nous laissons se développer ce dernier pendant un mois. A ce moment, nous semons des spores (Tableau VIII, 2^e Série : ((Chl + Pen) + S) ; six autres Erlenmeyer reçoivent des spores et du pénicillium simultanément (Tableau VIII, 3^e Série ((Chl) + Pen + S)). Les deux Erlenmeyer restant reçoivent des spores seulement (Tableau VIII, 1^{re} Série : ((Chl) + S)).

Les résultats montrent que là où le *PENICILLIUM* est resté pendant un mois en contact avec l'agar sur lequel du chloronéma avait grandi jusqu'à la mort, le nouveau chloronéma semé donne du caulonéma au bout de six jours (Tableau VIII, 2^e Série). Lorsque l'infection a lieu au moment du second semis le caulonéma apparaît au 15^e et au 17^e jour (Tableau VIII, 3^e Série). Le chloronéma mort en culture pure ne provoque pas le passage du chloronéma à l'état de caulonéma (Tableau VIII, 1^{re} Série).

Ainsi, dans les cultures où le *PENICILLIUM* se trouve en présence de chloronéma mort, le passage du chloronéma jeune au stade caulonéma s'effectue beaucoup plus tôt que normalement. Le meilleur résultat est obtenu dans le cas où le *Penicillium* a séjourné 1 mois en présence du chloronéma mort avant le second semis de spores (Tableau VIII, 2^e série).

Il faut admettre que, dans ce cas, le chloronéma jeune a d'emblée à sa disposition tous les éléments nécessaires à sa transformation en caulonéma. *Certains de ces éléments proviennent du PENICILLIUM ; d'autres sont fournis par le chloronéma.* Cette interprétation confirme celle que nous émettons plus haut sur la base des résultats des trois premières expériences réalisées en présence de microorganismes : le chloronéma fournit entre le 25^e et le 35^e jour une ou plusieurs substances indispensables à la production de caulonéma.

La quatrième expérience précise que *ces substances diffusent dans l'agar (ou à sa surface) et s'y maintiennent même après la mort du chloronéma.*

TABLEAU VII.

N° des Cult.	(Pen) - S.		Age du Chl. lors de l'app. Caulo
	Temps de séjour du Pen.	Résultats	
1L	31 j	+	32 j
21	31 j		27 j
31	31 j	+	36 j

= Caulonéma.

- = pas de caulonéma.

TABLEAU VIII.

N° des Cult.	Temps séparant les 2 semis	Résultat	Age du Chl. lors de l'app. du Caulo
[(Chl) + S] 1 ^{re} série			
62	113 j	—	
31	113 j	—	
[(Chl + Pen) + S] 2 ^e série			
22	113 j	+	6 j
24	113 j	+	6 j
[(Chl) + Pen + S] 3 ^e Série.			
26	113 j	+	17 j
27	113 j	+	15 j
29	113 j	+	15 j
30	113 j	+	17 j
32	113 j	+	17 j
61	113 j	+	15 j

D. — Cultures du protonéma en présence de glucose, d'acides aminés et de diverses vitamines et hormones.

Quels sont ces substances ?

Nous avons essayé d'obtenir du caulonéma à la lumière artificielle en culture pure en additionnant du glucose, des acides aminés ou diverses vitamines et hormones au milieu de MARCHAL (voir p. 50).

L'aneurine, l'extrait de levure, peut-être l'acide ascorbique, agissent favorablement sur la croissance du chloronéma (Tableau IX ; diagr. 7).

DIAGRAMME 7

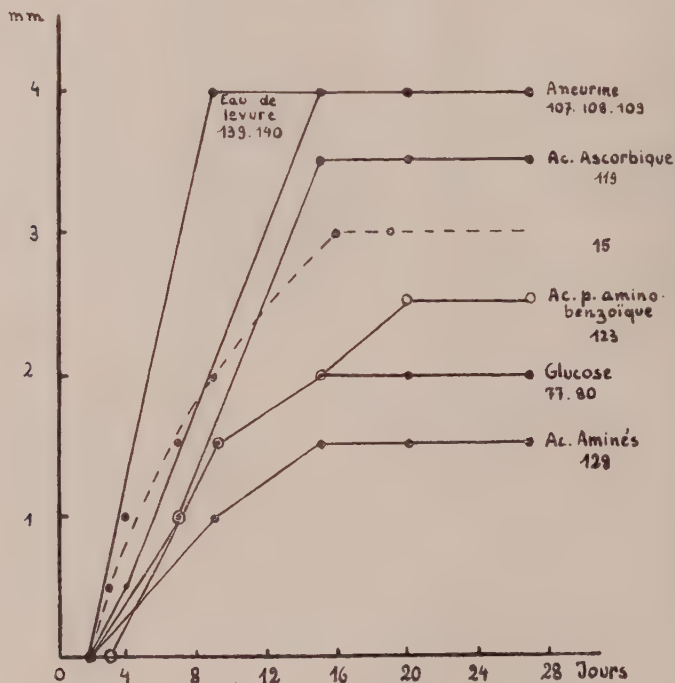


DIAGRAMME 7. — *En trait plein* : courbes de croissance du chloronéma à la lumière artificielle sur milieu de Marchal en présence de diverses substances.

En pointillé : courbe de croissance du chloronéma à la lumière artificielle sur milieu de Marchal seul. Nous avons reproduit la courbe de la culture 15 qui représente la croissance maximum que nous avons jamais observé en lumière artificielle sur milieu de Marchal seul.

On voit que en présence d'eau de Levure, d'Aneurine et peut-être d'acide ascorbique, la croissance est accélérée. Les autres substances utilisées n'ont pas d'effet activant. Les courbes ont l'allure normale (Cf. diagramme 2).

En aucun cas, on n'observe de reprise de croissance après l'établissement du plateau = *pas de caulonéma*.

TABLEAU IX.

Produit	N° de l'eren-meyer	Date de la germination	Hauteur au 4 ^e J. après la germination mm	H 9 ^e j. mm	H 15 ^e j. mm	H 20 ^e j. mm	H 27 ^e j. mm	Caulonéma
+ Glucose	77	2 ^e jour	—	1,5	2	2	2	—
	78	2 ^e j	—	1	1,5	1,5	1,5	—
	80	2 ^e j	—	1,5	2	2	2	—
+ Aneurine	107	2 ^e j	0,5	2	4	4	4	—
	108	2 ^e j	—	2	4	4	4	—
	109	2 ^e j	0,5	2	3,5	3,5	3,5	—
+ Ac. nicotinique	110	3 ^e j	—	1,5	2,5	2,5	2,5	—
	111	3 ^e j	—	1,5	2	2	2	—
+ Adénine	114	2 ^e j	—	—	1	2,5	2,5	—
	115	2 ^e j	0,5	—	1,5	1,5	1,5	—
+ Ac. Ascorbique	119	2 ^e j	—	1,5	3,5	3,5	3,5	—
	121	3 ^e j	—	0,5	1			—
+ Ac. p. amino benzoïque	123	3 ^e j	—	1,5	2	2,5	2,5	—
	136	3 ^e j	—	2	3	3	3	—
+ Heteroauxine	137	3 ^e j	—	2	3	2,5	(2,5)	—
	129	2 ^e j	—	1	1,5	1,5	1,5	—
+ Ac. aminé	141	2 ^e j	—	1,5	2,5	2,5	2,5	—
+ Riboflavine	139	2 ^e j	—	4	Mort.			—
	140	2 ^e j	—	4	Mort.			—

(Comparer au témoin, Tableau III).

La plupart des substances utilisées font se multiplier la cellule apicale du chloronéma qui construit des formations spéciales (fig. 23) ; mais en aucun cas nous n'avons obtenu de caulonéma.

Les produits utilisés activent la division cellulaire ; ils n'ont pas d'effet sur le développement.

4. — DISCUSSION.

La théorie classique enseigne que le cycle biologique des Mousses comprend trois stades de développement de la spore à la tige : la spore, le protonéma, la tige.

Les observations que nous avons effectuées nous permettent d'affirmer l'existence de quatre stades au moins : la spore, le chloronéma, le caulonéma la tige porteuse de rhizoïdes. Le chloronéma est incapable de donner naissance à des tiges : celles-ci se forment uniquement sur le caulonéma (schéma de la fig. 24).

Il est difficile de se rendre compte des relations exactes à faire entre les formes protonémiques décrites par les auteurs et celles que nous observons. Ainsi la forme dite chloronéma de CORRENS peut désigner pour cet auteur aussi bien les filaments

verts caractéristiques du I^{er} stade du développement que les ramifications du caulonéma.

Nous nous proposons de faire un exposé de ces relations dans un article ultérieur.

SERVETTAZ (1913) semble s'être rendu compte de l'existence du caulonéma. Il distingue une forme rampante et une forme dressée du protonéma, mais la distinction qu'il fait se borne à cela. En fait, SERVETTAZ exprime ainsi les divergences de comportement vis-à-vis de la lumière du chloronéma et du caulonéma. (voir p 55.).

A un autre endroit de son travail SERVETTAZ constate que chez *Phascum cuspidatum* les tiges apparaissent d'abord sur le protonéma qui entoure l'endroit où on a effectué le semis, à une certaine distance de ce semis. Il reproduit une photo de ce phénomène. Il l'explique en invoquant l'effet de la lumière, plus forte, dit-il, sur les bords. Il est à noter que la culture se fait en boîte de Pétri. En réalité, au centre se trouve le chloronéma et sur les bords, le caulonéma. (Cf fig. 22).

* * *

Les résultats des expériences sur les facteurs qui influencent la production du caulonéma par le chloronéma, nous autorisent à formuler les hypothèses suivantes :

1) la transformation du chloronéma en caulonéma est un phénomène complexe qui précède la formation des tiges et la prépare. *Ce phénomène est réglé par la présence de deux complexes de substances (ou de deux substances) au moins.* (§ C, exp. 1, 2, 3, 4).

2) Tous deux sont synthétisés à la lumière naturelle par le chloronéma (§ A et § B exp. 3).

3) A la lumière artificielle l'un d'entre eux n'est pas synthétisé par le chloronéma. *Il peut être dans ce cas fourni par certaines moisissures* (§ B exp. 1 et 2, et § C exp. 1).

4) Ils diffusent dans l'agar de nos cultures (§ C, exp. 4).

Une cinquième hypothèse se dégage de nos observations. Elle résulte du fait que la production de caulonéma a lieu, dans chacune des conditions expérimentées, à une époque bien déterminée. La voici :

5) Ces complexes de substances (ou ces substances) n'entrent en action que lorsqu'ils ont atteint tous deux *une certaine concentration dans les cellules*. Cette concentration est obtenue pour la ou les substances provenant du chloronéma entre le 25^e et le 45^e jour ; en un temps plus court (10 jours?) pour celles qui proviennent de la moisissure.

Ces cinq hypothèses expliquent l'ensemble des faits que nous avons observés, en particulier, les expériences concernant l'action des moisissures sur la formation du caulonéma (§ C) :

1^{re} expérience. La ou les substances manquant en lumière artificielle sont fournies par des moisissures. Il faut attendre 25 à 45 jours pour que la ou les substances synthétisées par le chloronéma soient en concentration utile.

2^e expérience. La ou les substances manquant en lumière artificielle sont fournies par la moisissure en un temps très court et utilisées par le chloronéma immédiatement (le tout en 5 jours et 9 jours au minimum). On peut introduire la moisissure fort tard, le caulonéma apparaît dans les limites de temps normales.

3^e expérience. La ou les substances synthétisées par le chloronéma ne sont en concentration utile qu'entre le 25^e et le 45^e jour.

4^e expérience.

dans la 1^{re} série : [(Chl) + S], la ou les substances provenant de la moisissure sont absentes.

dans la 2^e série : [(Chl + Pen) + S], la ou les substances provenant du chloronéma et celles provenant de la moisissure sont présentes d'emblée.

dans la 3^e série : [(Chl) + Pen + S], la ou les substances provenant de la moisissure sont absentes au début. Elles ne sont à la concentration désirée qu'au bout de 15 à 17 jours.

On remarque que dans la 2^e expérience, la concentration utile des substances provenant de la moisissure est obtenue en cinq jours dans une série et en 9 dans une autre, alors que dans la 3^e série de la 4^e expérience, il faut attendre 15 à 17 jours.

Il est évident qu'une étude approfondie, quantitativement très précise de ces phénomènes doit être entreprise.

Nous tenons à remercier vivement Monsieur le Professeur BOUILLENNE pour l'aide précieuse et les conseils qu'il ne nous a pas épargnés au cours de la réalisation de ce travail.

*Laboratoire de physiologie végétale
de l'Université de Liège — 1946.*

LITTÉRATURE

1. CHALAUD G., *Germination des spores et phase protonémique*. Manual of Byology, p. 89-108, 1932.
2. CORRENS C., *Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge*. Jena 1899.
3. GARNER et ALLARD, *Effect of the relative lenght of day and night on flowering and fruiting of Plants*. Smithsonian report : p 569-588, 1920.
4. GAUTHERET R. J., *Manuel technique de Culture des tissus végétaux*. Paris 1942.
5. HÄMMERLING J., *Entwicklungs physiologische und genetische Grundlagen der Formbildung bei der Schirmalge Acetabularia*. Naturwissenschaften **22**, 1934.
6. KUHN R. et MOEWUS F., *Naturwis.* **73**, 547, 1940.
7. LYSENKO, *Fundamental results of research on vernalisation of agricultural plants*. Bull. Jarovizacii **4**, 1-57, 1932 :
LYSENKO, *Physiology of Plant development in Breeking work*. Semenovadstro, **2**, 20-31, 1934.
8. MARCHAL EL. et EM., *Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioïques*. Mém. Ac. Sc. Nat. Bruxelles 1906.
MARCHAL EL. et EM., *Aposporie et sexualité chez les Mousses*. Bull. Acad. Roy. Belg. I 1907. II 1909. III 1911.
9. MULLER THURGAU H., *Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime*. Arbeiten der Bot. Instituts in Würzburg. 1^o. Band, p. 475-499.
10. SERVETTAZ C., *Recherches expérimentales sur le développement et la nutrition des mousses en milieu stérilisé*. Annales des Sc. Nat. 9^e Série : **17** : 111-223, 1913.

EXPLICATION DES FIGURES

FIG. 1 : *Cellule apicale de chloronéma*. 500 X.

Le noyau n'est pas visible. En pointillé, les chloroplastes appliqués contre la membrane inférieure, vus de face. En traits pleins, les chloroplastes, vus de côté. En A, B, C. et D. des chloroplastes qui se divisent ou viennent de se diviser.

Les chloroplastes du plan supérieur ne sont pas représentés. La paroi transversale est perpendiculaire à l'axe de croissance (Cf. fig. 9).

FIG. 2 : *Filaments de chloronéma et la spore dans une culture de 10 jours*. 150 X.

La germination de la spore S a donné trois filaments de chloronéma. Le filament de droite subit une dégénérescence marquée (qui s'étendra au 20^e jour à tous les filaments).

Toutes les parois transversales sont perpendiculaires à l'axe de croissance. Pas de noyaux visibles. Gros chloroplastes bien visibles et peu nombreux.

FIG. 3 : *Cellules de chloronéma dont le contenu s'altère*. 210 X.

On voit en (A) les chloroplastes qui dégénèrent.

FIG. 4 : *Cellule apicale de chloronéma vidée de son contenu*. 210 X.

FIG. 5 : *Cellule de chloronéma en train de brunir*. 210 X.

A gauche et à droite, les deux cellules adjacentes sont vides, mais ne brunissent pas.

On voit nettement en (A) des taches plus brunes dans la membrane. En (B) le pigment se concentre contre la paroi.

Plus de structures intracellulaires visibles.

FIG. 6 : *Production de Caulonéma par le Chloronéma*. 56 X.

Dans le coin inférieur gauche, un amas de filaments de chloronéma (a). Un de ces filaments se ramifie en (B) et donne un grand nombre de filaments dont un va vers la droite (C) : il s'agit d'un filament principal de caulonéma ; on voit très bien les ramifications (R) très chlorophylliennes. (Cf. fig. 8).

On remarque que les cellules des filaments de chloronéma (a) sont pour la plupart vides de leur contenu — certaines sont gonflées (A).

Bien que la photo a été prise à travers l'agar, sans qu'aucun filament soit dérangé, on constate que le filament de chloronéma qui s'est ramifié en (B) est cassé en deux endroits (E) et (F). On voit en (D) qu'une substance diffuse dans l'agar à partir du chloronéma qui brunit. Cette substance est brune.

FIG. 7 : *Deux extrémités de filament principal de Caulonéma*. 75 X.

Photographie faite à travers l'agar.

Les ramifications du filament principal sont disposées très régulièrement. Chaque cellule du filament principal porte une ramification ; cette ramification est d'autant plus longue que la cellule qui lui a donné naissance est plus âgée.

On voit que les deux filaments se présentent de la même façon.

FIG. 8 : *Filament principal du Caulonéma (P) et ses ramifications (R) (partie moyenne du filament principal)*. 75 X.

FIG. 9 : *Dessin de la cellule apicale d'un filament principal de Caulonéma (à comparer avec la Fig. I)*. 500 X.

(N) = le noyau. En (A), (B) et (C), figures de divisions de chloroplastes ; on remarque qu'elles sont voisines du noyau.

FIG. 10 : *Cellule apicale d'un filament principal de Caulonéma*. 175 X.

On voit en (A) que la membrane transversale est oblique.

En (N) le noyau avec son gros nucléole particulièrement bien visible.

Les chloroplastes, si petits qu'on les devine à peine, sont concentrés vers l'avant.

FIG. 11 : *Extrémité d'une cellule apicale de filament principal de Caulonéma*. 210 X.

On voit le nucléole (N) bien visible et les chloroplastes très nombreux et ronds.

FIG. 12 : Cellule du filament principal du Caulonéma voisine de la cellule apicale. 175 X.

En N, le noyau bien visible.

Petit nombre de chloroplastes, concentrés contre la paroi apicale. Membrane transversale apicale visible et oblique. En (A) et (B) hernies caractéristiques d'une ramification qui se forme à partir du filament principal.

FIG. 13 : Ramification du filament principal de Caulonéma (cellule apicale) 680 X.

La forme trapue et le grand nombre de chloroplastes sont très typiques. Le noyau est invisible. La membrane transversale est perpendiculaire à l'axe de croissance.

FIG. 14 : Schémas de la formation du Bourgeon.

Explications dans le texte.

FIG. 15 : Bourgeon au stade représenté en 3 sur la fig. 14.

Les lettres affectées aux cellules correspondent à celles de la fig. 14. On constate que le bourgeon est inversé par rapport à cette figure.

FIG. 16 : Bourgeon au moment de la formation des rhizoïdes.

P = filament principal de Caulonéma

R = sa ramification

C = rhizoïdes

D = cellule apicale de la tige.

FIG. 17 : Culture pure à la lumière artificielle continue âgée de 40 jours.

On voit les filaments de chloronéma dressés en pinceaux vers la source fixe de lumière.

FIG. 18 : Culture obtenue dans les mêmes conditions que celle de la fig. 17 et du même âge, mais infectée.

En (A), on voit les filaments de chloronéma dressés.

En (B), le Caulonéma qui s'étend à la surface de l'agar et grimpe sur les parois. Il est déjà porteur de bourgeons de tiges en (C).

FIG. 19 : Trois tubes à essais contenant des cultures pures âgées de 75 j. élevées à la lumière artificielle continue.

On ne voit que du Chloronéma dressé vers la lumière.

FIG. 20 : Trois tubes à essais contenant des cultures de même âge que celles de la fig. 19, élevées dans les mêmes conditions, mais en présence de *Penicillium*.

Les tiges sont fortement développées. On voit un filament principal de Caulonéma en (A) portant une tige avec ses rhizoïdes (R) dirigés en faisceau divergent vers le bas.

FIG. 21 : Aspect d'une culture pure à la lumière naturelle, âgée de 43 jours.

Au centre (A) le chloronéma, d'où partent des filaments rayonnant (B) de Caulonéma.

FIG. 22 : Caulonéma porteur de Bourgeons qui évoluent en tige. 7,5 X.

En (A) l'emplacement du Chloronéma d'où partent les filaments principaux (P) de Caulonéma.

En (B) un Bourgeon de tige. On voit très bien qu'il est placé contre le filament principal (sur la cellule de base d'une ramification). A sa base, des filaments rectilignes qui divergent en faisceaux : les rhizoïdes. La même chose se présente en (C), en (D), etc...

FIG. 23 : Formations spéciales obtenues en présence de différentes substances.

37 : acide ascorbique 2 mgr $\frac{0}{100}$

38 : acide nicotinique 1 mgr $\frac{0}{100}$

39 : glucose 1,5 gr %

40 : riboflavine 1 mgr $\frac{0}{100}$

41 : aneurine 1 mgr $\frac{0}{100}$

sur la fig. 37 : S = spore

C = filament de chloronéma.

FIG 24 : Schéma représentant les stades de développement de la spore à la tige chez *Funaria hygrometrica*. L.

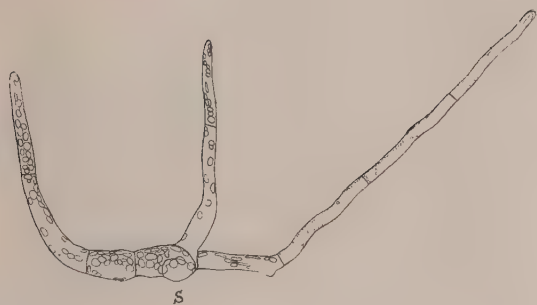


FIG. 2.



FIG. 3.

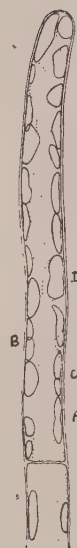


FIG. 1.

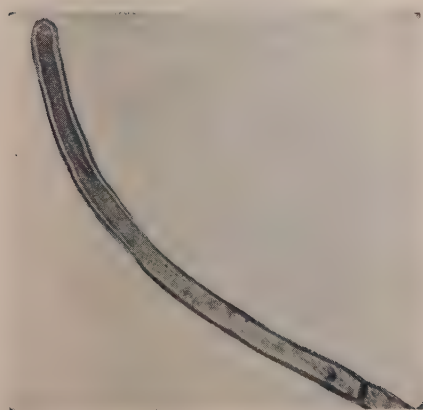


FIG. 4.



FIG. 5.



FIG. 6.

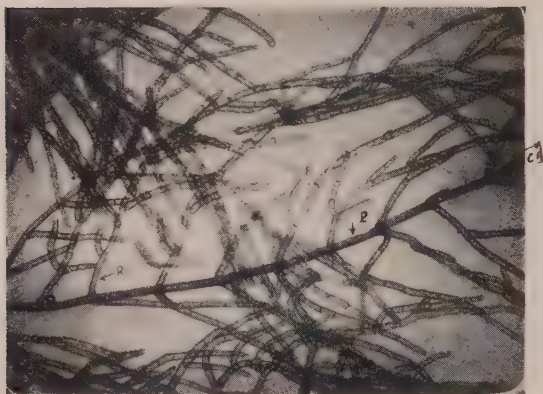


FIG. 8.

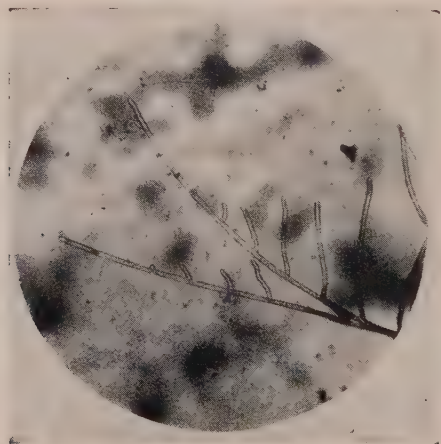


FIG. 7.

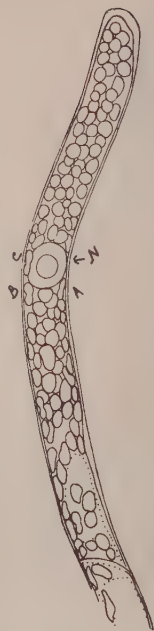


FIG. 9.

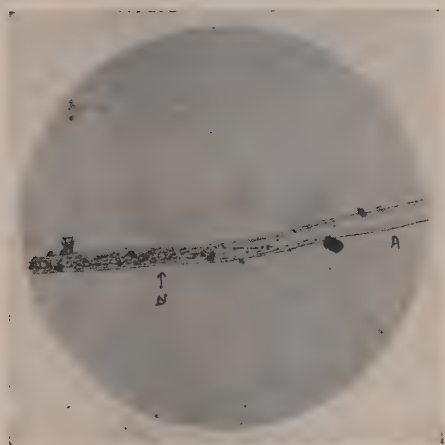


FIG. 10.

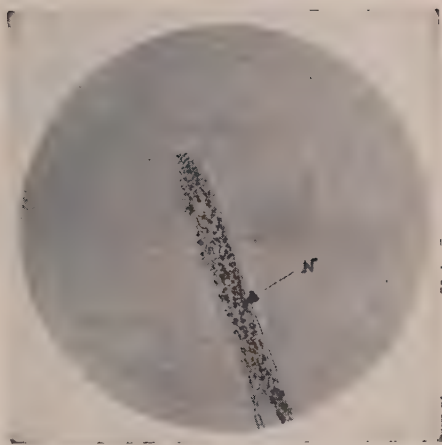


FIG. 11.

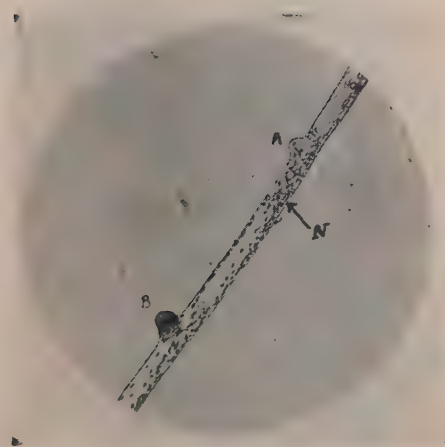


FIG. 12.

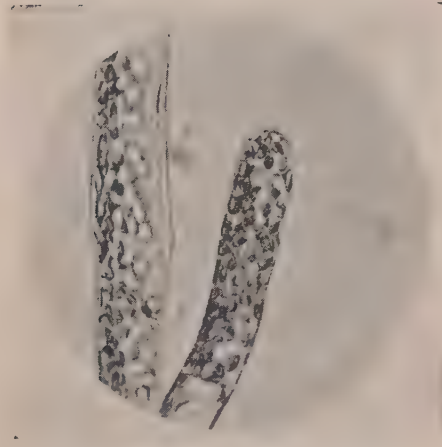


FIG. 13.

FIG. 14.

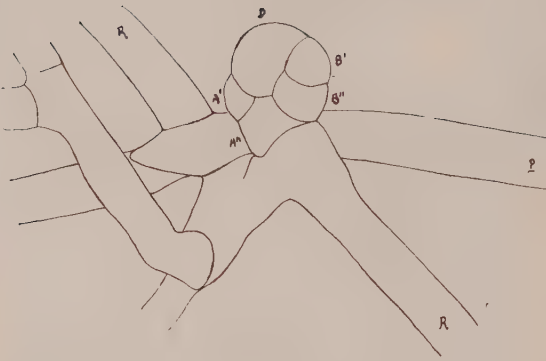


FIG. 15.

FIG. 16.

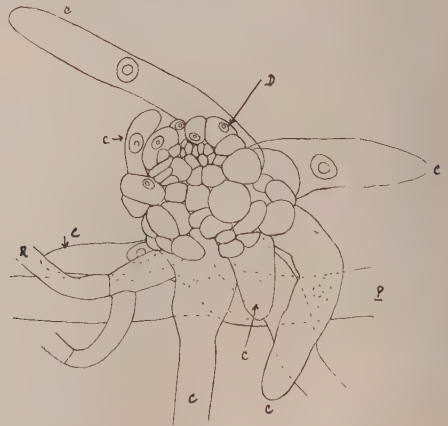




Fig. 17.

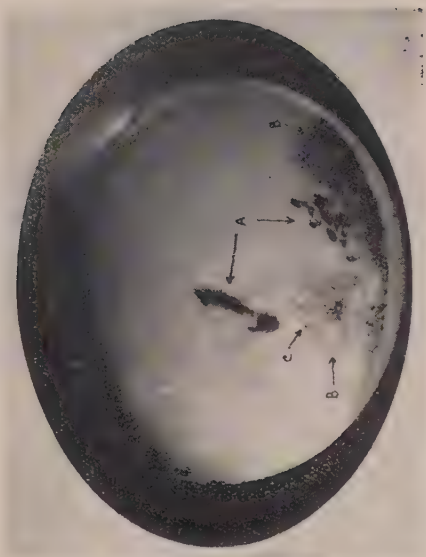


Fig. 18.



Fig. 19.



Fig. 20.



FIG. 21.

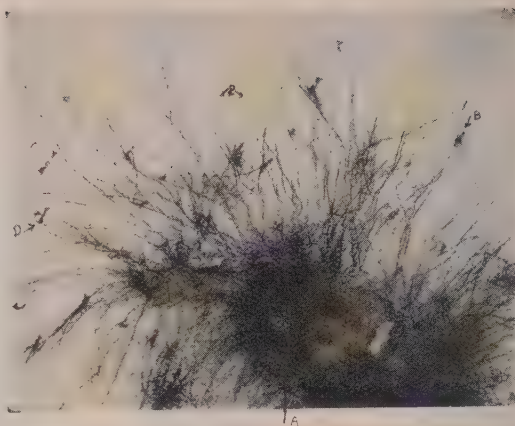
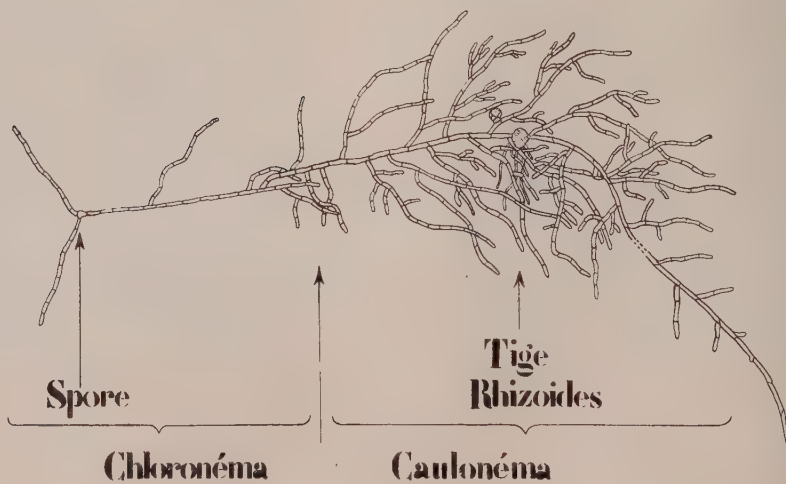


FIG. 22.

FIG. 23.



FIG. 24



TUBÉRIISATION ET AUXINE

par **Paul DEUSE**

Assistant à l'Université de Liège.

Licencié en sciences botaniques.

La tubérisation des tiges et des racines présente un problème en soi, différent, semble-t-il, des questions de croissance. Dans toute tubérisation on constate un changement du sens d'élongation des cellules ainsi qu'une multiplication cellulaire. Ce n'est pas une multiplication cellulaire méristématique comme celle qui se produit aux extrémités des tiges et des racines. D'autre part, il ne s'agit pas non plus d'une multiplication normale résultant de l'activité d'un cambium.

De quelle nature est l'influence qui provoque le changement du sens d'élongation et la prolifération de cellules plus abondantes que la normale et engage certaines d'entre elles dans un mécanisme physiologique d'accumulation de réserves ?

Nous nous sommes attachés, dans ce travail, à rechercher si l'auxine, présente dans les cellules des plantes était impliquée dans ce phénomène.

* * *

De nombreux auteurs ont travaillé ce problème.

E. LAURENT en 1888 (20) montre le premier qu'il est possible d'obtenir des tubercules sur des tiges aériennes de Pomme de terre coupées et plongées dans une solution de saccharose suffisamment concentrée.

Noël BERNARD en 1902 (3, 4) confirme ces premiers résultats ; il introduit des tranches de Pomme de terre dans des solutions de substances variées à différentes concentrations ; ces solutions contiennent toutes des sucres. Les tubercules se forment seulement dans les cas où la solution a une concentration moléculaire bien déterminée.

Plus tard N. BERNARD en 1904 (5) et MAGROU en 1921 (22) travaillant tous deux sur les Orchidées et sur la Pomme de terre, font ressortir que la tubérisation est une conséquence de la symbiose des racines de ces plantes avec des champignons du type des mycorhizes. Le début de l'infection coïncide avec le début de la tubérisation. Ils considèrent que ces champignons agissent par une modification chimique de la sève et une augmentation de la pression osmotique de celle-ci.

Selon eux, la tubérisation est fonction d'une concentration moléculaire critique en dessous de laquelle le phénomène ne serait pas possible. La nature des substances du milieu de culture aurait moins d'importance que leur concentration.

MOLLIARD (1915-1920) (23, 24) aborde le même problème : une élévation de la teneur en sucres favorise la formation des tubercules, mais contrairement aux résultats de N. BERNARD, il a pu obtenir une tubérisation en milieu aseptique dans un éclaircissement approprié, et dans des milieux nutritifs très pauvres.

Mc. CLELLAND en 1928 (12) s'attache plus spécialement à l'action de la lumière et prouve que celle-ci est très importante. Toutefois elle donne des résultats variables suivant les espèces et variétés d'une même espèce.

HAMNER et LONG en 1939 (17) montrent que le phototropisme a une influence sur la tubérisation de *Helianthus tuberosus*. Ce sont les courtes périodes d'éclaircissement qui sont les plus favorables. Cette action serait perçue par les feuilles et transportée à la partie souterraine par une substance du type hormonal.

Il ressort de ces différents travaux que la photosynthèse joue un rôle des plus importants dans le mécanisme de la tubérisation ; mais les glucides ne sont pas considérés comme les agents spécifiques du phénomène. Il s'agit simplement d'un seuil de concentration.

D'autres auteurs mettent l'accent sur l'influence de substances déterminées. Ainsi RICHTER dès 1903 (29) constate que le gaz d'éclairage inhibe la croissance en longueur et favorise la croissance en largeur des tissus végétaux.

DOSTAL en 1941 (14, 15) prouve que l'éthylène induit la tubérisation de *Scrofularia* et de *Circaea*, mais constate que la morphogénèse diffère suivant les espèces : alors que chez *Scrofularia* on observe la formation d'entre-nœuds courts et gros, chez *Circaea* au contraire pour une concentration semblable d'éthylène, les entre-nœuds restent longs et minces.

L'action de l'éthylène étant fort semblable à celle des auxines, certains auteurs comme LEFEVRE en 1938 (21) et GAUTHERET en 1942 (16) attribuent à l'auxine le rôle primordial dans la tubérisation.

Depuis la découverte des auxines, l'essor de la théorie des hormones de croissance a fait intervenir les auxines dans tous les phénomènes de corrélations. Ainsi dans la question de l'inhibition des bourgeons axillaires, THIMANN et SKOOG en 1933 (30) crurent que l'auxine en était responsable, mais les travaux de P. PREVOT en 1939 (28) ont démontré que le facteur actif n'était pas l'auxine. De même, dans le problème de la néoformation racinaire, le travail de THIMANN, KOEPKFLI et WENT en 1938 a postulé que la substance responsable serait identique à l'auxine, mais les récents travaux de R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND en 1939 (8), J. MOUREAU en 1940 (25) et L. DELARGE en 1941 (13) ainsi que celui de WENT prouvent qu'un des facteurs responsables est une hormone différente de l'auxine, appelée rhizocaline par BOUILLENNE et WENT déjà en 1933 (10).

A. WILLAM en 1939 (35) a montré que l'hétéroauxine appliquée en certaines concentrations sur des plantules de Betterave cultivées en solutions nutritives améliore non seulement leur vigueur mais aussi le gradient de tubérisation ; le poids frais et la teneur en sucres de la racine sont également augmentés.

Cependant PODESVA en 1941 (27) constate que l'hétéro-auxine seule ne peut expliquer la tubérisation de *Beta*, *Raphanus* et *Brassica*. Ses diverses expériences

l'amènent à mettre en évidence qu'en plus de l'auxine, les feuilles produisent une autre substance qui serait responsable de la formation des tubercules. Il en arrive ainsi à l'idée d'une hormone de tubérisation qu'il essaie de caractériser.

* * *

L'hypothèse de PODESVA affirmant l'existence d'une hormone de tubérisation correspond à notre façon de voir. Cependant sa démonstration ne nous paraît pas encore suffisamment objective, et selon nous, il reste à mettre au point clairement que les auxines n'ont pas d'action dans le phénomène. Nous avons pensé qu'il serait utile de suivre l'évolution de la concentration en auxine au cours du cycle végétatif de plantes tubérisées. S'il se produisait une augmentation de la teneur en auxine en coïncidence avec le début de la tubérisation, nous serions portés à suggérer que les auxines y sont impliquées. C'est ce que nous avons tenté d'élucider dans le présent travail.

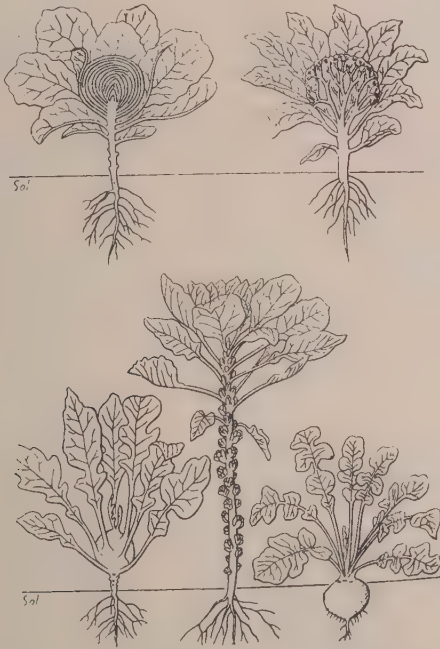


FIG. 1. — Cinq variétés de choux au moment de leur tubérisation : chou pommé, chou-fleur, chou-rave, chou de Bruxelles et chou navet. (D'après A. GRAVIS).

Nous avons choisi comme matériel l'espèce *Brassica oleracea* L., dont la plupart des variétés cultivées présentent des formes diverses de tubérisation. Nous avons

examiné et suivi cinq variétés ; 1) Chou-rave (*Br. ol. caulorapa* D. C.) où la tige prend une forme tubérisée.

2) Chou-navet (*Br. ol. campestris* L. où c'est la racine qui tubérise.

3) Chou de Bruxelles (*Br. ol. bullata* D. C.) où tige et racine restent normales mais où les bourgeons axillaires prennent un développement considérable.

4) Chou frisé (*Br. ol. acephala*) où le bouquet foliaire est le siège d'une prolifération considérable.

5) Chou pommé (*Br. ol. capitata* L.) dans lequel le bourgeon terminal s'hypertrophie.

Nous n'avons pas abordé l'étude du Chou-fleur bien que l'inflorescence semble subir une sorte de gonflement considérable.

Nous avons employé la méthode « standard » de WENT (33) pour les dosages d'auxine. On sait que, pour pouvoir comparer entre elles des teneurs en auxine, il est absolument nécessaire d'utiliser toujours la même variété d'Avena.

La variété « Victoire » conseillée par WENT s'obtenait en Suède avant la guerre. Notre réserve était épuisée en 1942, nous avons dû rechercher parmi les variétés disponibles en Belgique, celle qui donnait les meilleurs résultats. C'est la variété « Espoir » de Gembloux (*) que nous avons choisie.

Pour fixer le régime de courbure de cette variété, nous avons utilisé les concentrations suivantes d'hétéro-auxine 13,25 γ ‰, 26,5 γ ‰, 53 γ ‰, et 106 γ ‰. La concentration limite de nos tests, est d'environ 10°. Une concentration de 13,25 γ ‰ donne en effet une courbure moyenne de 3°.

La méthode d'extraction employée est celle de VAN OVERBEEK (31) modifiée par VAN OVERBEEK et BONNER (32) et employée par R. et M. BOUILLENNE (8) en 1939 ; elle semble être la plus complète et la plus régulière : OPPENOORTH (26) 1941.

Nous avons extrait et dosé l'auxine des différentes variétés de Choux : Chou Rave, Chou Navet, Chou frisé, Chou pommé, et Chou de Bruxelles à différents moments de leur cycle végétatif. Le poids d'échantillon prélevé était d'environ 3 grammes ; il a pu cependant pour quelques cas, varier de 1 à 50 grammes.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

A. CHOU RAVE.

Dans le développement du Chou Rave, nous avons observé deux stades caractéristiques : le premier s'étendant depuis la germination de la graine jusqu'à l'apparition des 16 premières feuilles coïncidant avec le début de tubérisation, soit 80 à 90 jours après le semis ; le deuxième stade comprend tout le déroulement des phénomènes de tubérisation et se termine avec la végétation de la première année. Il est

(*) Cette variété nous fut envoyée par Mr. le Professeur LATHOUWERS de l'Institut Agronomique de l'État à Gembloux, à qui nous adressons nos plus vifs remerciements.

curieux de constater que le début de la tubérisation coïncide avec l'apparition de la sixième feuille comme dans la Betterave ainsi que l'ont démontré BOUILLENNE, KRONACKER et DE ROUBAIX 1940 (9).



FIG. 2. — Les premiers stades de développement du chou-rave depuis la germination jusqu'au début de la tubérisation.

Nous avons recherché si dans ces deux stades de développement il n'y avait pas un moment où le Chou Rave présente des teneurs en auxine différentes des concentrations, habituellement rencontrées dans les tissus végétaux.

Les résultats obtenus sont indiqués au tableau I.

On peut tirer du tableau I les conclusions suivantes :

- 1) Les graines sèches contiennent de l'auxine (40 γ ‰).
- 2) les graines ayant trempé 24 heures dans l'eau contiennent de l'auxine en concentration voisine de celle montrée par les graines sèches. Si l'on compare les deux résultats, il semble qu'il y ait déjà eu utilisation de l'auxine pour les premières manifestations de la croissance.
- 3) une fois que la plante a deux cotylédons, et cela jusqu'au moment de la tubérisation, l'auxine n'est plus dosable par notre méthode. Ces résultats signifient-ils, ainsi que le pensent AVERY et LA RUE (1), qu'il peut y avoir croissance et allongement des parties jeunes des plantes sans la présence d'auxine ?

Nous ne le pensons pas. Nous imaginons plus vraisemblable d'admettre que la réserve d'auxine des graines a été épuisée par les plantes en voie d'allongement et que les quantités formées dans le bourgeon sont utilisées immédiatement pour l'élongation des portions jeunes de la plante.

En effet la présence de l'auxine a été démontrée dans tous les bourgeons en voie de croissance et il ne nous paraît pas douteux que les bourgeons terminaux de nos jeunes plantes en contiennent aussi. Pour retrouver de l'auxine, peut-être aurions-

TABLEAU I

Variation de la concentration en auxine des tissus du Chou Rave en rapport avec ses différents stades de développement.

STADES	DATES	POIDS FRAIS en grammes	DÉVIATION	CONCENTRATION en γ par kg. frais
graines sèches	10-4-42	3	13°3	42
graines humidifiées	23-4-42	3	10°7	36
2 cotylédons	10-7-42	2,950	—	—
2-3 feuilles	28-7-42	7,852	—	—
8-10 feuilles	19-8-42	3,550	1°7	—
16 feuilles	15-9-42	3,300	0°8	—
20 feuilles				
tranches de tubercules	16-6-42	3,150	6°4	25
idem	18-6-42	3,800	6°9	20
feuilles	18-6-42	5,500	0°7	—
racines	18-6-42	3,500	—	—
25-30 feuilles				
tranches de tubercules	25-6-42	5,870	5°8	25
idem	25-6-42	4,200	4°3	20
feuilles	23-6-42	3,490	2°	—
racines	23-6-42	3,500	—	—
30 feuilles				
tranches de	16-7-42	4,700	6°	14
tubercules	16-7-42	5,050	4°	10

nous dû utiliser les sommets méristématiques d'un plus grand nombre de plantules afin de dépasser le seuil de réaction à l'auxine de la variété d'avoine utilisée dans ce travail. Cependant notre problème n'était pas de retrouver les quantités d'auxine existant dans les plantules, mais bien de rechercher les fluctuations dans les teneurs en auxine en rapport avec les phénomènes de tubérisation.

Les résultats de nos dosages sont à mettre en parallèle avec ceux trouvés par LAIBACH et MEYER en 1935 (19) chez *Zea Mays*. Ces auteurs ont observé une diminution de la concentration en auxine depuis le stade graine sèche jusqu'à celui de la plante adulte. La concentration en auxine passe de 133° à 0°. Ce n'est qu'au moment de la sexualisation de la plante que la concentration augmente. Ils observent un phénomène analogue chez *Helianthus annuus*.

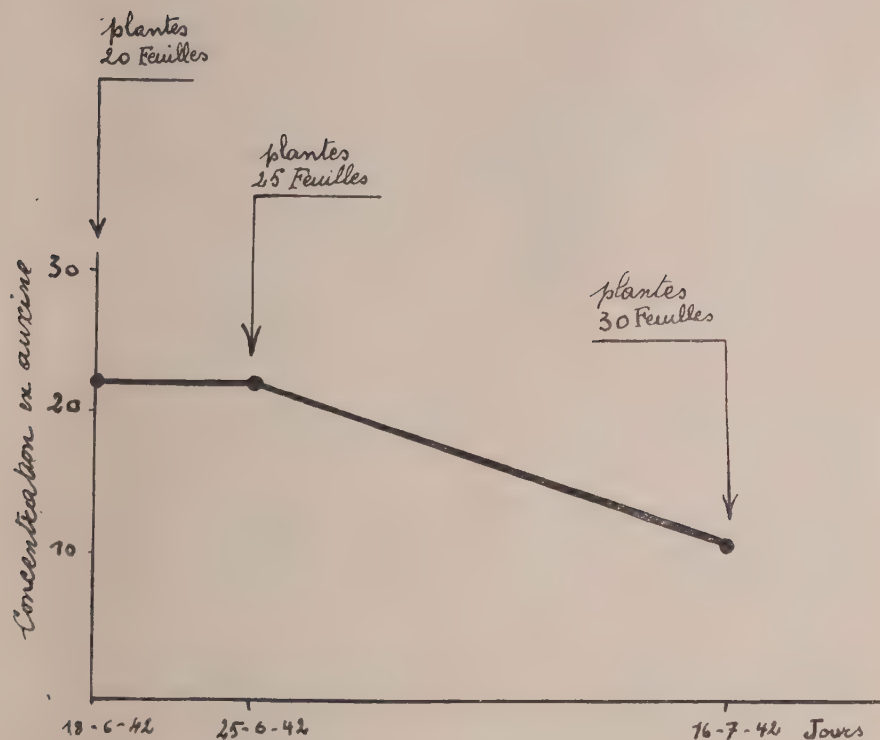


FIG. 3. — Diagramme montrant la variation du contenu en auxine des tubercules de chou-rave en rapport avec le nombre de feuilles.

4) Une fois le tubercule formé, après le stade des 16 feuilles, le Chou Rave présente de l'auxine en concentration assez considérable. On trouve de 24 à 30 γ ‰ dans les tissus du tubercule. Cette concentration diminue au fur et à mesure que le tubercule s'accroît : après 4 mois de végétation, on en retrouve encore 10 à 14 γ ‰.

Cette teneur ne peut cependant pas être considérée comme une accumulation pouvant expliquer le phénomène de tubérisation, car dans la plupart des plantes, une teneur en auxine de l'ordre de 25 γ ‰ n'est pas une exception. Des concentrations de 20 à 100 γ ‰ sont des contractions normales. KOGL, ERXLEBEN et HAAGEN-SMIT en 1934 (18) citent même des chiffres allant jusque 4 mgr. dans des embryons d'orge.

B. CHOU NAVET

Tout comme le Chou Rave, le Chou Navet présente deux étapes dans son cycle végétatif : 1) depuis la graine jusqu'à l'apparition de la tubérisation qui se déclanche ici à la treizième feuille, 3 mois après le semis.



FIG. 4. — La première étape de développement du chou-navet depuis la germination jusqu'à sa tubérisation à la treizième feuille.

2) une étape que nous avons appelée étape de tubérisation et qui se situe depuis l'apparition de la treizième feuille jusqu'à la fin de la première année de la végétation.

Nous avons fait les dosages d'auxine comme précédemment. Les résultats sont consignés dans le tableau II.

TABLEAU II

Variation de la concentration en auxine des tissus du Chou Navet en rapport avec ses différents stades de développement.

STADES	DATES	POIDS FRAIS en grammes	DÉVIATION	CONCENTRATION en γ par Kg frais
Graines sèches	31-3-34	3	21 ⁰ 2	52
graines humidifiées	23-4-43	3	2 ⁰ 5	12
2 cotylédons	7-7-43	3,610	2 ⁰ 3	5
3 feuilles	28-7-43	8,930	—	—
5-6 feuilles	26-8-43	3,900	1 ⁰ 7	—
12 feuilles	1-9-43	4,150	—	—
PLANTES TUBÉRISÉES				
tubercule 10 gr.	19-6-43	5,100		
tubercule 40 gr.	16-7-43	3,750	—	
tubercule 465 gr	2-9-43	44,750	—	
racines	—	4,075	1 ⁰ 2	
tige	—	4,150	0 ⁰ 5	

Les graines de Chou Navet possèdent une teneur en auxine comparable à celle des graines sèches du Chou Rave. Les graines ayant séjourné dans l'eau montrent très peu d'auxine libre comme si les premiers processus du réveil en avaient utilisé la plus grande partie.

Au stade deux cotylédons, nous avons décelé un peu d'auxine : 5γ ‰, mais à partir de ce moment, nous n'avons plus trouvé d'auxine dosable par notre méthode. Ici, comme dans le Chou Rave il semble que la plante utilise immédiatement pour sa croissance l'auxine photosynthétisée. Ces résultats se rapprochent également de ceux publiés par LAIBACH et MEYER (l. c.).

Les résultats obtenus dans les plantes tubérisées montrent que ni dans le tout jeune tubercule, ni dans le tubercule bien formé, ni dans les diverses parties du tubercule adulte, on ne trouve d'auxine.

Ce résultat est en contradiction nette avec celui donné par les tiges de Chou Rave tubérisées. Au premier abord, il paraît déconcertant, mais si l'on songe qu'il s'agit ici d'une racine et non d'une tige, les résultats sont plus compréhensifs : on sait en effet que les racines contiennent normalement très peu d'auxine 10^{-11} mol. par rapport aux tiges 10^{-6} à 10^{-7} mol.

Nous pouvons donc conclure que la tubérisation du Chou Navet ne s'accompagne pas d'une accumulation d'auxine dans les parties en voie de gonflement et qu'il ne s'y trouve pas plus d'auxine que dans les autres parties de la plante.

LEFEVRE en 1938 prétend avoir trouvé dans le tubercule du Chou Rave comme dans la racine du Chou Navet des concentrations en auxine de l'ordre de 10^{-4} du poids frais. La méthode employée par cet auteur est une méthode chimique mise au point pour le dosage de l'acide indol-3-acétique en tant qu'acide et non en tant qu'hormone. Dans nos expériences, nous n'avons jamais trouvé de concentrations aussi fortes, bien que nous ayons pris la précaution de faire nos dosages plusieurs fois et sur des quantités diverses de matériel frais.

C. CHOU VERT FRISÉ.

Cette variété ne présente pas au cours de sa végétation, de tubérisation de tige ou de racine. Cependant dès qu'elle atteint ses seize feuilles, 80 à 90 jours après le semis, on constate une nette augmentation dans le nombre des feuilles qui deviennent de plus en plus grandes et frisées : il se produit donc au stade des seize feuilles un phénomène qui augmente notablement le nombre et la surface des parenchymes foliaires.

Cette activité dans la formation du bouquet foliaire est, à notre avis, le parallèle de l'accroissement en largeur de la tige du Chou Rave et de la racine du Chou Navet : on peut l'assimiler à une étape de tubérisation.

Nous avons effectué les dosages sur les graines, les plantules et les plantes adultes. Les résultats sont exposés au tableau III :

On voit que les graines sèches contiennent de l'auxine en quantité notable, que celle-ci disparaît au cours de la germination et ne réapparaît plus en quantité notable durant tout le développement de cette variété. On ne peut donc établir de relation entre la teneur en auxine et le phénomène de frisure.

TABLEAU III

Variation de la concentration en auxine des tissus du Chou Vert Frisé en rapport avec ses différents stades de développement.

STADES	DATES	POIDS FRAIS en grammes	DÉVIATION	CONCENTRATION en γ par kg. frais
graines sèches	10-7-43	3	9°7	32
graines humidifiées	5-1-44	3	15°	24,6
2 cotylédons	7-7-43	3,410	1°	—
3 feuilles	28-7-43	7,500	—	—
8 feuilles	26-8-43	1,050	—	—
13 feuilles	1-9-43	2,250	—	—
18 feuilles :				
1 feuille	28-7-43	5,950	1°4	—
tige + feuilles méristématiques	—	3,500	1°1	—
30 feuilles :				
1 feuille	13-8-43	6,650	—	—
tige	—	6,650	1°4	—



FIG. 5. — Le chou frisé à sa germination et pendant la première étape de son développement.

Ce fait est d'ailleurs en concordance avec les travaux récents de BONNER en 1942 qui a mis en évidence dans les feuilles le Radis la présence d'une hormone de croissance du parenchyme foliaire et dont la formule correspondrait à celle de l'adénine.

D. CHOU DE BRUXELLES.

Dans une quatrième série d'expériences, nous avons recherché si dans cette variété, il y avait une accumulation d'auxine au moment de la prolifération des bourgeons.

La croissance du Chou de Bruxelles est identique dans son premier stade à celle des autres variétés. Environ 5 mois après le semis un deuxième stade de développement apparaît : la tige cesse sa croissance ; le bourgeon terminal subit une « pomaison » très lâche et ne croît plus en hauteur. Les bourgeons axillaires se développent brusquement non pas en pousses feuillées à entrenœuds très longs, mais bien en pousses à entrenœuds très courts, formant de petites boules à l'aisselle des feuilles de la tige.

Les résultats des dosages d'auxine sont indiqués au tableau IV.

Tout comme le Chou Rave, cette variété ne présente pas de concentration notable dans les premiers stades de sa croissance. Ainsi que dans les variétés examinées plus haut, les graines du Chou de Bruxelles contiennent de l'auxine. Les plantules n'en contiennent pas.

TABLEAU IV

Variation de la concentration en auxine des tissus du Chou de Bruxelles en rapport avec ses différents stades de développement.

STADES	DATES	POIDS FRAIS en grammes	DÉVIATION	CONCENTRATION en γ par kg. frais
graines sèches	5-1-44	3	12°	21
graines humidifiées	5-1-44	3	12°	21
bourg. axillaires très petits	12-8-43	8	17°	19
moyens	—	9,140	4°3	5
gros	—	8,250	6°	9
Tige du chou aux environs des bourgeons	12-8-43	6	3°	7

Mais à partir du moment où les bourgeons axillaires se développent, on trouve de l'auxine non seulement dans leurs tissus foliaires, mais aussi dans la tige au niveau de leur insertion. Cette concentration diminue au fur et à mesure de l'accroissement des bourgeons.

Si l'on rapproche ce fait de celui de l'arrêt de croissance du bourgeon terminal, on peut tirer la conclusion que l'auxine synthétisée par la plante est transportée vers

les bourgeons axillaires et qu'elle y catalyse leur réveil. Nous ne pouvons cependant pas savoir, si le phénomène supplémentaire de la « pomaison » de ces bourgeons est sous la dépendance de l'auxine.

Nos résultats sont à rapprocher de ceux trouvés par AVERY, BURKHOLDER et CREIGHTON en 1937 (2) dans le développement des bourgeons de *Aesculus* et *Malus* : au moment de l'apparition des premières feuilles, la concentration en auxine diminue régulièrement depuis 20° de courbure jusque 4 à 5° seulement à la fin de leur cycle vital.

E. CHOU POMMÉ.

Tout comme dans les variétés examinées au début de ce travail, nous avons trouvé de l'auxine dans les graines du Chou Pommé et même encore dans les plantules au stade de leurs deux cotylédons.

Les quelques dosages que nous avons effectués au moment de la pomaison, 4 mois après le semis, montrent qu'il n'y a cependant aucune accumulation d'auxine ni dans les feuilles, ni dans la tige dont les entrenœuds cessent de croître.

Ce résultat très curieux est à rapprocher de celui obtenu chez le Chou Vert Frisé.

Les résultats de ces analyses sont consignés dans le tableau V.

TABLEAU V

Variation de la concentration en auxine des tissus du Chou Pommé en rapport avec ses différents stades de développement.

STADES	DATES	POIDS TOTAL en grammes	DÉVIATION	CONCENTRATION en γ par kg frais
graines sèches	5-1-44	3	18°	28,3
graines humidifiées	5-1-44	3	14°	23,5
2 cotylédons	7-7-43	3,730	9°	12
5-6 feuilles	6-8-43	9,800	—	—
CHOU POMME				
apparition pomme	6-6-43	6,150	—	—
pomme forée	16-7-43	5,080	0°8	—
bourgeon terminal	25-6-43	4,400	0°6	—
tige terminale dans la pomme	—	4,450	—	—
tige principale suite de (1)	—	4,900	—	—
tige principale suite	—	4,000	—	—

CONCLUSIONS.

I. Toutes les variétés de Choux que nous avons examinées présentent dans leurs premiers stades depuis la graine jusqu'à la plantule une variation analogue de leur

teneur en auxine. Toutes les graines contiennent de l'auxine. Au fur et à mesure que la plante se développe, la quantité d'auxine diminue. Cette auxine paraît être utilisée dans les tous premiers stades du développement.

Ces résultats sont à mettre en rapport avec ceux de LAIBACH et MEYER sur *Zea Mays* et *Helianthus annuus*.

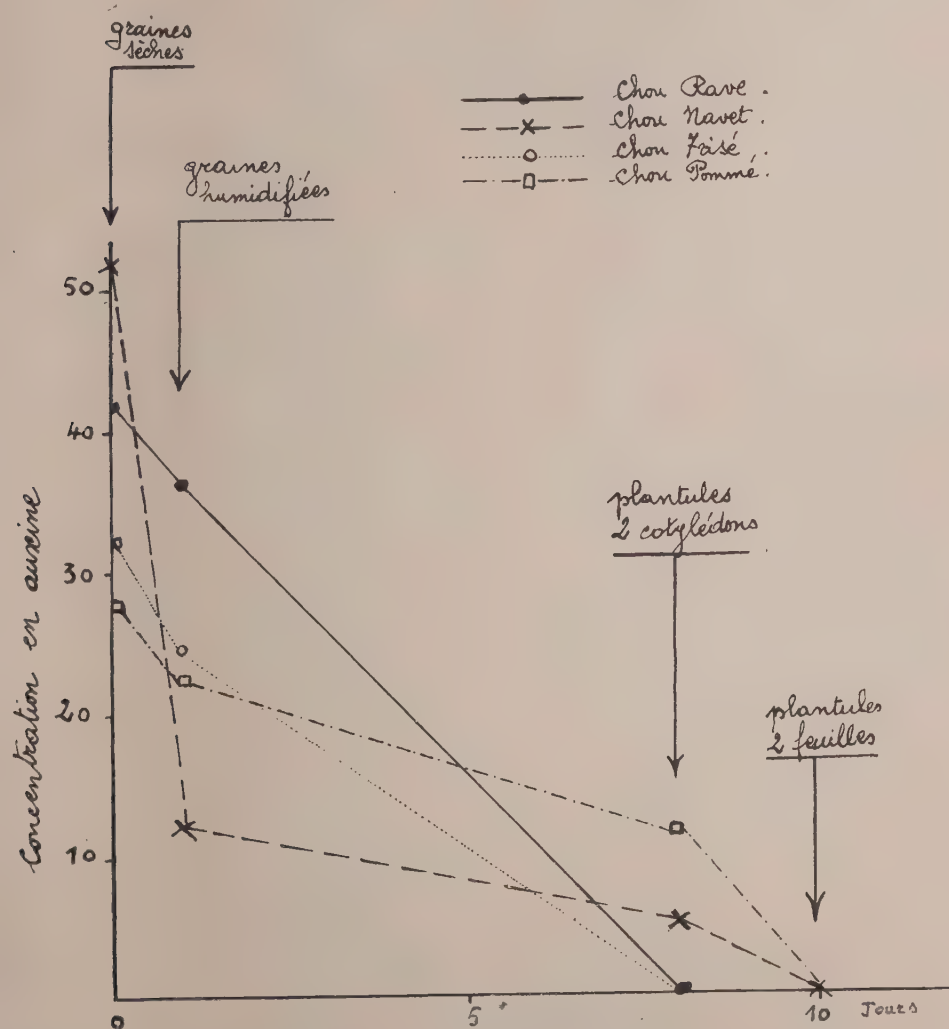


FIG. 6. — Diagramme montrant pour quatre des variétés étudiées, la variation de concentration en auxine pendant leur germination.

2. Le tubercule du Chou Rave contient de l'auxine en quantité notable (de 25 à 307 ‰). On pourrait penser que cette teneur en auxine est liée au phénomène de tubérisation dans le sens de cause à effet : c'est l'opinion de R. GAUTHERET 1942 (16).

S'il y avait lieu pour une telle concentration de parler d'accumulation, il serait justifié de regarder l'auxine comme responsable de la tubérisation, mais nous constatons qu'elle ne se produit qu'une fois le tubercule formé. Nous n'en avons jamais retrouvé au moment du début de la tubérisation.

L'accumulation d'auxine n'est-elle pas plutôt une conséquence du phénomène de tubérisation? Cette hypothèse paraît vraisemblable : les méristèmes des tiges synthétisent l'auxine qui est utilisée pour l'élongation des cellules. Si les cellules formées ne s'allongent plus, mais se constituent en une masse de cellules isodiamétriques, l'auxine n'étant plus utilisée, reste accumulée au niveau des tubercules, puis disparaît progressivement.

Dans ce cas, nous devons accepter l'existence d'une substance différente, spécifiquement responsable de la tubérisation. PODESVA en 1940 (23) après avoir étudié l'effet de l'application d'hétéroauxine sur des tubercules de *Beta*, *Raphanus* et *Brassica*, arrive à la même conclusion : l'auxine seule ne peut être rendue responsable du phénomène, une autre substance synthétisée par les feuilles en est la cause : Il appelle cette substance *hormone de tubérisation*. Celle-ci jouerait vis-à-vis de l'auxine un rôle d'inhibiteur comparable aux inhibiteurs de bourgeons postulés par P. PREVOT en 1939 (24).

3. Si nous avons retrouvé de l'auxine en quantité notable dans la tige tubérisée du Chou Rave, nous n'en avons pas retrouvé de trace dans la racine tubérisée du Chou Navet à aucun moment de sa vie. Dans ce cas-ci non plus, l'auxine ne paraît avoir de rôle direct à jouer.

4. Les bourgeons axillaires en voie de développement du Chou de Bruxelles contiennent de l'auxine. Ce résultat cadre avec les derniers travaux d'EVERY.

5. Dans le Chou Pommé et le Chou Vert Frisé, où les phénomènes intéressent uniquement les feuilles, nous n'avons trouvé à aucun moment d'accumulation d'auxine.

Ce travail a été réalisé sous la direction de Monsieur le Professeur BOUILLENNE. Nous nous faisons un devoir de le remercier pour tous les conseils et les encouragements qu'il nous a prodigués. Nos remerciements s'adressent également à Madame BOUILLENNE-WALRAND pour l'aide constante qu'elle nous a donnée.

*Laboratoires de Physiologie Végétale
Institut de Botanique
Université de Liège*

BIBLIOGRAPHIE

1. AVERY G., LA RUE C. D. — *Growth and tropic responses of excise Avena coleoptiles in culture*. Bot. Gaz. **100** (1), 1938.
2. AVERY G., BURKHOLDER P., CREIGHTON B. — *Production and distribution of growth hormone in shoots of Aesculus and Malus, and its probable role in stimulating cambial activity*. Am. J. Bot. **24** (1), 1937.
3. N. BERNARD. — *Études sur la tubérisation*. Rev. Gen. Bot. **14**, 1902.
4. N. BERNARD. — *Conditions physiques de la tubérisation chez les végétaux*. C. R. Ac. Sc. **135**, 1902.
5. N. BERNARD. — *Recherches expérimentales sur les Orchidées*. Rev. Gen. Bot. **16**, 1904.
6. BONNER J. — *The role of vitamins in plant development*. Bot. Rev. **3**, 1937.
7. BOUILLENNE R. — *L'action des phytohormones sur la croissance, la division des cellules et l'organogénèse*. Inst. Int. Coop. Int., Paris 1937.
8. R. et M. BOUILLENNE. — *Contribution à l'étude des facteurs de néoformation et de la croissance des racines*. Bull. Soc. R. Bot. Belgique, **71**, 1939.
9. R. BOUILLENNE, P. G. KRONACKER et J. DE ROUBAIX. — *Etapas morphologiques et chimiques de la Betterave sucrière*. Publication de l'Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave, 1940.
10. R. BOUILLENNE et WENT. — *Recherches expérimentales sur la néoformation de racines dans les plantules et boutures de plantes supérieures*. Arch. Inst. Bot. Lg. **10**, 1933.
11. BOYSEN-JENSEN. — *Growth hormone in plants*. 1936.
12. MC. CLELLAND. — *Studies of the photoperiodisme of some economic plants*. Journ. of Agr. Res. **37**, 1928.
13. DELARGE L. — *Étude de la croissance et de la ramification des racines in vitro* Bruxelles 1941.
14. DOSTAL. — *Über die Wirkung der Hormonisierung bei Kartoffeln*. Vers. d. Nat. Ver. in Brünn, **72**, 1941.
15. DOSTAL. — *Über die Wirkung von Leuchtgas und Äthylen auf die Pflanzenmorphogenese und Produktion*. Ber. der d. Bot. Ges. **59** (10) 1941.
16. GAUTHERET — *Hétéroauxine et culture de tissus végétaux*. Bull. Soc. Chimie Biol. **24**, 1942.
17. HAMNER-LONG. — *Localization of phoperiodic perception in Helianthus tuberosus*. Bot. Gaz. **101**, 1939.
18. KÖGL F., ERXLEBEN and HAAGEN-SMIT. — *Über die Isolierung der Auxine a und b aus pflanzlichen Materialien*. Z. Physiol. Chemie **225**, 1934.
19. LAIBACH MEYER. — *Über die Schwankungen des Auxingehaltes bei Zea Mays und Helianthus annuus im verlauf der Ontogenese*. Senckenbergiana, **17**, 1935.
20. LAURENT. — Bull. Soc. R. Bot. Belgique, **26**, 1888.
21. LEFEVRE J. — *Notes de biologie végétale*. Ann. Inst. Agr. Paris, **31**, 1938.
22. MAGROU. — *Symbiose et tubérisation*. Ann. Soc. Nat. Bot. 10^e Sér, **3**, 1921.
23. MOLLIARD M. — *Production expérimentale de tubercules aux dépens de la tige principale chez la Pomme de Terre*. C. R. Ac. Sc. **161**, 1915.

24. MOLLIARD. — *Tubérisation aseptique de la carotte et du dahlia*. C. R. Soc. Biol. **83**, 1920.
 25. MOUREAU J. — *Rhizogénèse chez Coleus sous l'influence de l'hétéroauxine*. Bull. Soc. R. Bot. Belg., **73**, 1940-41.
 26. OPPENOORTH. — *On the role of auxine in phototropism and light growth reactions of Avena coleoptiles*. Rec. Tr. Bot. Néerl. **39**, 1941.
 27. PODESVA. — *Über die Wuchstoffsabhängigkeit der Knollen bzw. Rübenentwicklung bei Brassica, Raphanus und Beta*. Acta Soc. sc. Nat. Moravicae, **12**, 1940.
 28. PREVOT P. — *La néoformation des bourgeons chez les végétaux*. Bull. Soc. R. Sc. Lg **3**, 1939.
 29. RICHTER. — *Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft*. Ber. d. d. Bot. Ges. **21**, 1903.
 30. THIMANN-SKOOG. — *Studies of the growth hormone of plants*. Proc. Nat. Ac. Sc. **19**, 1933.
 31. VAN OVERBEEK. — Proc. Nat. Acad. Sc. **24**, 1938.
 32. VAN OVERBEEK and J. BONNER. — Proc. Nat. Acad. Sc. **24**, 1938.
 33. WENT and THIMANN. — *Phytohormones*. New York 1937.
 34. WENT. — *The dual effect of auxin on root formation*. Am. Journ. of Bot., **26** (1) 1939.
 35. WILLAM A. — *Action des phytohormones sur le développement des plantules de betteraves sucrières*. Sucrierie Belge **58**, 1939.
-

SÉANCE DU 1^{er} DÉCEMBRE 1946.

Présidence de M. H. Kufferath, président.

La séance est ouverte à 15 heures.

Sont présents : Mlle Balle, MM. Beeli, Castagne, Darimont, Delvosalle, de Wyn-gaert, Duvigneaud, le rév. Frère Ferdinand, MM. Gilles, Homès, Kufferath, Lawal-rée, Louis, Martens, Mullenders, Symoens, Troupin, Van Aerdschot, Vanden Ber-ghen et le secrétaire.

Ont fait excuser leur absence : MM. Lathouwers, Maréchal et Robyns.

M. le président fait part du décès de M. G. Funcke et de M. L. Henrotin, mem-bres de la société.

L'assemblée entend les communications suivantes :

M. C. Vanden Berghen/ Un site à défendre : le « Liereman » à Vieux-Turnhout (voir ce bulletin p. 100).

Au cours de l'échange de vues qui s'engage à la suite de cette communication, le rév. Frère Ferdinand annonce que le Dr. J. Sebrechts de Bruges, propriétaire des terrains du « Liereman », a bien voulu promettre de sauvegarder les productions naturelles de ce site particulièrement intéressant.

L'assemblée décide de lui exprimer toute la reconnaissance de la science belge.

M. G. Troupin. — Étude de la croissance et de la sexualité de *Mercurialis annua* (voir ce bulletin p. 96).

MM. F. Darimont et A. Maréchal. — Compte rendu de l'herborisation annuelle des 15 et 16 juin 1946 à la Montagne St-Pierre aux « Tartines » de Comblain au Pont, aux « Roches noires » et à la « Heid des Gattes » (voir ce bulletin p. 111).

P. Duvigneaud. — Remarques sur la végétation des « pannes » (voir ce bulletin p. 123)

Le même. — Études sur le genre *Usnea*. (Voir ce bulletin p. 148).

La séance est levée à 17 h. 45.

ÉTUDE DE LA CROISSANCE ET DE LA SEXUALITÉ DE *MERCURIALIS ANNUA* L. ⁽¹⁾

par M. G. TROUPIN

Dans le cadre des recherches entreprises à l'Institut de Botanique de l'Université de Liège, nous avons cru intéressant de consacrer un travail à l'étude des phénomènes de croissance et de sexualité d'une plante dioïque, *Mercurialis annua* L.

En ce qui concerne la croissance, certains auteurs ont présenté de nombreuses observations malheureusement non concordantes. Cela est dû, nous semble-t-il, au fait que ces auteurs ont confondu les notions de croissance et de développement, mises en évidence par Lysenko (1928).

Dans son dernier travail, R. Bouillenne (2) donne une définition complète de ces deux notions différentes : « La croissance est un phénomène quantitatif d'accroissement de taille et de poids ; le développement est un phénomène qualitatif caractérisé par une série de réajustements biochimiques internes que la plante entreprend au cours de son ontogénèse pour aboutir à la reproduction sexuée. »

Il s'avérerait donc nécessaire de reprendre le problème avec un maximum de précautions dans l'examen des étapes biologiques parcourues parallèlement par les individus des deux sexes.

Nous avons pu faire les observations suivantes :

1. — Le dimorphisme sexuel primaire (fleurs mâles et fleurs femelles) apparaît très tôt chez *Mercurialis annua* dans les conditions extérieures (Juin à Septembre 1945) : en règle générale 21 jours après le semis lorsque les plantes possèdent une seule paire de feuilles étalées.

2. — Au début de la croissance, les individus mâles sont plus grands que les individus femelles.

3. — Après l'anthèse des fleurs mâles (vers le 35^e jour), les individus femelles deviennent plus grands que les individus mâles.

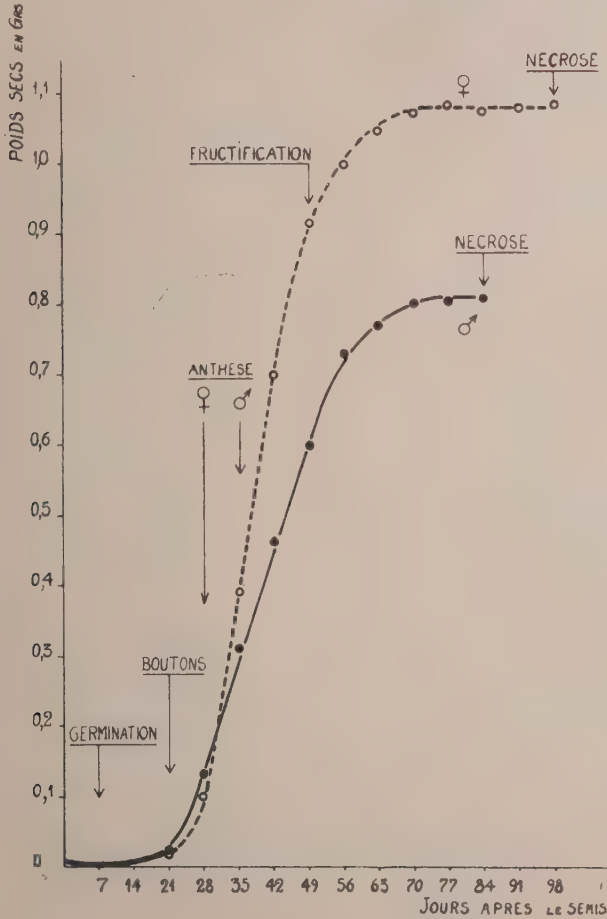
(1) Cette communication constitue le résumé du travail publié dans GROWTH, Vol. X, n° 4, pp. 343-359, 1946 (U. S. A.) sous le titre : « Action de la lumière et de la température sur la croissance et la sexualité des mâles et des femelles de *Mercurialis annua* L. ».

(2) Cours de Phytobiologie 1946.

4. — Les vitesses d'élongation des divers entrenœuds des tiges sont variables

a) le premier entrenœud a une vitesse plus grande chez les mâles que chez les femelles.

b) les entrenœuds suivants ont une vitesse d'élongation plus rapide chez les femelles que chez les mâles ; ces vitesses diminuent progressivement dans les deux sexe mais plus rapidement chez les mâles.



Courbes de croissance, exprimées en poids secs, des mâles et des femelles de *Mercurialis annua*, dans les conditions de culture normales extérieures des mois de juin à septembre 1945.

RÉPONSES DE *Mercurialis annua* L. A DIFFÉRENTES PÉRIODES DE LUMIÈRE ET A DIFFÉRENTES TEMPÉRATURES

Séries	CONDITIONS DE CULTURE				RÉSULTAT SEXPÉRIMENTAUX		
	Conditions	Heures d'éclairement quotidien	Heures d'obscurité quotidienne	Température diurne	Température nocturne	Localisation des premiers boutons floraux	Nombre de jours pour l'apparition des 1 ^{er} bout. floraux
I	Extérieur	17	7	21°6 C	11°8 C	1 ^{er} Nœud	21
		14	10				21
		12	11				21
		10	14				21
		9	15				21
II	Serre	8	16	26°4 C	14°3 C	1 ^{er} Nœud	17
		10	14				17
		12	12				17
		14	10				18
		18	6				17
III	Serre (jour) Cave (nuit)	20	4	26°1 C	10° C	1 ^{er} Nœud	26
		18	6				25
		14	10				27
		12	12				26
		IV	Serre (jour) Chambre thermostatique (nuit)				20
18	6			12			
14	10			12			
12	12			12			
				12			

5. — La courbe de croissance exprimée en poids sec à partir de la graine montre une zone non différenciée jusqu'à ce que soit perceptible l'apparition des boutons floraux des deux sexes. A ce moment, la courbe bifurque : le poids sec des individus mâles est plus élevé que celui des femelles, mais cette situation n'est pas de longue durée. Comme nous l'avons signalé à propos de la taille, et à peu près au même moment (anth. fl. mâles), le poids sec des individus femelles dépasse nettement celui des individus mâles et se maintient ainsi jusqu'à la fin de la végétation. (voir fig.).

En ce qui concerne la sexualité, nous nous sommes spécialement intéressé à l'apparition des premiers boutons floraux, c'est-à-dire le phénomène qui nous permet de distinguer extérieurement les mâles des femelles.

Nous avons étudié l'influence de la température et de la lumière parce que ces deux facteurs sont considérés comme très importants dans le problème qui nous concerne (photopériodisme, thermophase, photophase).

Nous avons donc réalisé des séries d'expériences où les plantes étaient soumises à des conditions variables de lumière et de température. Ces conditions et les résultats généraux sont résumés dans le tableau ci-contre.

De ce tableau nous retirons les résultats suivants :

1. — La lumière n'a aucune influence par sa durée d'application. *Mercurialis annua* est une plante photopériodiquement indifférente.

2. — Nous sommes parvenu à obtenir les boutons floraux chez *Mercurialis annua* aussi bien mâle que femelle, le 12^e jour après le semis, soit 9 jours plus tôt qu'à l'extérieur, en maintenant les plantules à haute température (23° C) et à l'obscurité pendant un minimum de 6 heures par jour.

3. — Ces boutons floraux sont apparus au premier nœud foliaire.

4. — Les conditions de milieu expérimental qui ont raccourci la durée de la maturation florale de 9 jours, n'ont cependant pas eu d'influence sur le rythme du développement. En effet, les fleurs ont toujours été formées sur le premier nœud des tiges et jamais à un stade morphologique antérieur, c.-à-d. sur le nœud cotylédonnaire. Les conditions du milieu en question sont donc intervenues dans le cadre des phénomènes de croissance et non pas dans celui du développement.

Nous avons pu voir également que la modification des facteurs externes n'amène pas de perturbations dans les courbes de croissance exprimée en taille et en poids sec chez les mâles et chez les femelles.

L'allure de ces courbes de croissance semble être sous la dépendance de facteurs internes auxquels nos conditions expérimentales n'ont pas touché.

L'influence de la température nocturne sur l'apparition des premiers boutons floraux est, à notre avis, le résultat le plus important de ce travail. C'est ce que F. W. Went appelle « thermopériodicité » et ce même auteur suggère que ce phénomène doit être général chez les plantes supérieures. (1)

(1) F. W. WENT. *Plant growth under controlled conditions*. II Thermoperiodicity in growth and fruiting of the tomato. *Am. Journ. of Bot.* 31 (3) 1944.

LE « LIEREMAN », A VIEUX-TURNHOUT

par C. VANDEN BERGHEN

Le « Liereman » est une étendue marécageuse qui recouvre plus de 150 ha dans le nord de la Campine anversoise. Il est situé à quelques kilomètres à l'est de Turnhout, sur le territoire de la commune de Vieux-Turnhout. Ce marécage est le dernier témoin des pièces d'eau et des tourbières qui occupaient, avant les grands travaux de drainage entrepris depuis un siècle, les dépressions fermées de la « Hooge Mierdsche Heide », vaste plaine sablonneuse dont l'altitude ne dépasse nulle part 36 m et qui est située sur la ligne de partage des eaux, entre les bassins de l'Escaut et de la Meuse.

Le « Liereman » s'allonge, sur plus de 2 km, de l'est, l'ouest. La circulation des eaux se fait de l'est vers l'ouest.

Dans la portion occidentale du marais s'observent de vastes pièces d'eau en cours d'atterrissement. La partie orientale de la dépression, plus étroite, est complètement colmatée.

La flore du « Liereman » est particulièrement riche. On y note non seulement la présence d'espèces rares mais, surtout, on y observe des groupements végétaux relictuels. Les phénomènes d'évolution de la végétation peuvent y être suivis avec une particulière netteté.

L'intérêt du site avait déjà été signalé par DE RIDDER ainsi que par CONRAD et VERSCHRAEGEN. Il ne nous semble pourtant pas que le « Liereman » ait été l'objet de recherches de la part des auteurs anciens. PAQUE et ADRIAENSEN et HAECK ont donné quelques indications sur les plantes qui y végètent. Dernièrement DUVIGNEAUD et VANDEN BERGHEN ont publié des relevés sociologiques provenant du « Liereman ».

A. Quelques plantes intéressantes récoltées au « Liereman »

Nymphaea alba L. et *N. alba* L. var. *minor* DC (*sensu* GLÜCK in PASCHER) : abondants dans les pièces d'eau et les fossés du Liereman. La variété se distingue du type de l'espèce par les dimensions réduites des feuilles et des fleurs. Les filets des étamines internes non dilatés empêchent une confusion avec *N. candida* PRESL.

Utricularia ochroleuca HARTM. : abondant dans la partie occidentale du Liereman ; constamment stérile. Cette espèce paraît avoir été confondue, en Belgique, avec *Utricularia intermedia* HAYNE. En l'absence d'inflorescences — lesquelles ne se montrent d'ail-

leurs que rarement — les lobes foliaires des feuilles vertes fournissent des caractères qui permettent de différencier les deux espèces (KLOOS, GLÜCK, HEUCKELS, FOURNIER, HEGI). Chez les plantes de Vieux-Turnhout, l'extrémité des lobes foliaires est longuement et insensiblement atténuée ; les épines latérales sont insérées, isolément ou plus rarement par paires, sur de courts lobules. *U. ochroleuca* a été signalé en une dizaine de localités néerlandaises.

Scheuchzeria palustris L. : nous avons récolté un pied de cette rare espèce dans un peuplement de *Carex lasiocarpa*, par 10 cm d'eau (pH = 6,5).

Orchis maculata L. ssp. **elodes** (GRIS.) GODF. : abondant dans l'*Ericetum Sphagnetosum papillosum*. La variété se distingue de *O. maculata* type par ses feuilles immaculées, étroitement lancéolées (plus grande largeur : 9-13 mm, exceptionnellement : 17 mm), fortement canaliculées, à extrémité longuement aiguë, presque aciculée. Nous n'avons pas noté de nettes différences entre les fleurs des plantes typiques et celles de la ssp. *elodes*. Cette dernière plante possède pourtant des inflorescences de couleur plus « rouge » que la teinte lila pâle de *Orchis maculata* typique. La date de floraison de la ssp. est plus précoce que celle de la plante type. En 1946, la ssp. *elodes* fleurissait environ 8 jours plus tôt que le type. Nous n'avons jamais observé de pieds montrant des caractères intermédiaires entre ceux du type et ceux de la sous-espèce, même lorsque les deux plantes croissaient à une centaine de mètres l'une de l'autre. *Orchis maculata* L. ssp. *elodes* a été signalé dernièrement à Gelrode (LAWALRÉE).

Cladopodiella fluitans (NEES) BUCH : assez abondant dans le *Narthecietum ossifragi*.

Cephaloziella elachista (JACK) SCHIFFN. : id.

Riccardia sinuata (DICKS.) TREV. : abondant dans la partie occidentale du marais.

R. latifrons (LINDB.) LINDB. : rare, dans le *Sphagnetum*.

Hypnum imponens HEDW. : dans l'*Ericetum*.

Sphagnum contortum SCHULTZ : dans le *Caricetum lasiocarpae*.

S. molle SULL. : dans l'*Ericetum*.

B. Les associations végétales

1. **Sparganietum minimi** Tüx. 1937 (Ass. à *Sparganium minimum* et *Utricularia intermedia* Tüx.). Ce groupement s'observe dans la partie occidentale du Liereman, dans les eaux stagnantes ou faiblement courantes, parfaitement limpides, méso-oligotrophes, de pH : 6 — 6,5. Il est caractérisé par *Sparganium minimum* et *Utricularia ochroleuca*. Notons l'abondance de *Potamogeton polygonifolius*, *Juncus supinus*, *Scirpus fluitans*, *Utricularia minor* ainsi que la présence de *Nitella translucens* (PERS.) AG. et *Nitella opaca* AG. Le *Sparganietum minimi* colonise les fossés à fond vaseux et forme la strate aquatique des peuplements d'hélophytes, qui ont envahi presque l'entièreté de la surface des pièces d'eau.

2. **Cladietum Marisci** ALL. 1922. Des individus étendus de l'Association à *Cladium Mariscus* s'observent à l'extrémité occidentale du Liereman (Tab. 1). Les peuplements les plus typiques sont franchement aquatiques (relevés 1 à 3). On sait

TABLEAU I. *Cladietum Marisci*.

	1	2	3	4	5
Surface relevée (en m ²)	100	100	100	100	100
pH		6	6		5
Profondeur de l'eau (en cm)	20	10	10	—	—
<i>Utricularia ochroleuca</i>	1-2	2-2	3-3		
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	1-2	2-3			
<i>Nymphaea alba</i>	1-2				
<i>Cladium Mariscus</i>	5-5	5-5	5-5	3-3	3-3
<i>Phragmites communis</i>	1-2	1-2	1-2	2-2	1-2
<i>Carex lasiocarpa</i>	2-3	+	+	1-2	
<i>Ranunculus Lingua</i>	1-2				
<i>Campylium stellatum</i>		1-3	1-2		
<i>Riccardia pinguis</i>	+	1-2	1-2		
<i>Riccardia sinuata</i>		2-3	2-3		
<i>Menyanthes trifoliata</i>	1-2			2-3	
<i>Galium palustre</i>	+			1-2	
<i>Peucedanum palustre</i>		+		1-2	
<i>Comarum palustre</i>			+	2-2	
<i>Eriophorum polystachyum</i>			1-2		1-2
<i>Calliergonella cuspidata</i>			1-3	3-3	
<i>Sphagnum subsecundum inundatum</i>			1-2		3-3
<i>Drosera intermedia</i>		+	+		+
<i>Myrica Gale</i>		+	+	3-3	1-2
<i>Salix cinerea</i>				2-2	
<i>Alnus glutinosa</i>			+	2-2	+
<i>Betula pubescens</i>				1-1	
<i>Calamagrostis lanceolata</i>				2-3	
<i>Sphagnum papillosum</i>					4-4
<i>Drosera rotundifolia</i>					1-2
<i>Erica tetralix</i>					+

LÉGENDE DU TABLEAU I.

1. Groupement initial ; 7-VII-1946 ; en outre : *Hydrocharis Morsus-ranae* : 1-2, *Carex rostrata* : 1-2, *Cardamine pratensis* : +, *Scirpus multicaulis* : +, *Equisetum Heliocharis* : +.
2. Installation des Mousses ; 9-VI-1946.
3. Id., En outre : *Lycopus europaeus* : 1-2, *Pellia epiphylla* : 1-2, *Epilobium palustre* : +, *Bryum pseudotriquetrum* : +.
4. Taillis à *Myrica* ; 26-V-1946 ; en outre : *Carex canescens* : 1-2 ; *Chiloscyphus polyanthus* : 1-2, *Equisetum palustre* : +, *Lythrum Salicaria* : +.
5. Sphagnetum ; 9-VI-1946 ; en outre : *Molinia coerulea* : +.

que *Cladium* est un agent d'atterrissement particulièrement actif. Ses feuilles mortes ne se décomposent que lentement ; ses grosses souches sont bientôt recouvertes d'un enduit gluant de Cyanophycées et envahies par les thalles de *Riccardia sinuata*. Des Mousses des tourbières infraaquatiques se développent sur ce substrat et hâtent l'atterrissement (relevés 2 et 3). Dès que le sol reste suffisamment longtemps exondé, des graines de plantes arbustives peuvent germer (*Myrica*, Bouleaux, Saules). Après quelques années, un taillis se développe. On y retrouve *Cladium* avec une vitalité diminuée (relevé 4). L'évolution du *Cladietum* vers un taillis à *Myrica* et *Salix* peut être empêchée par l'apparition, sur la strate des Bryophytes des tourbières basses, de Sphaignes ombrophiles (*Sphagnum papillosum*). Les coussins de ces Sphaignes s'étendent rapidement et par l'acidité de leur eau d'imbibition (pH : 4,5 — 5) empêchent la germination ou inhibent la croissance des plantes du groupe-ment arbustif (relevé 5).

Des peuplements denses de *Cladium Mariscus* ont été décrits par ALLORGE (Vexin français : Ass. à *Cladium Mariscus*; Landes : *Cladietum*), LIBBERT (Neumark : *Caricetum elatae cladietosum*), TANSLEY (Norfolk : *Cladietum*), ZOBRIST (Suisse : *Mariscetum serrati*). Les listes floristiques dressées par ces auteurs, même dans des stations où *Cladium* végétait dans un milieu plus alcalin ou plus eutrophe qu'à Vieux-Turnhout, montrent une étroite ressemblance avec les relevés effectués au Liereman. Nous considérons les peuplements paucispécifiques de *Cladium* comme des individus d'une association bien individualisée. Cette association est caractérisée par la dominance absolue de *Cladium*, plante dont l'écologie particulière donne au groupement son caractère propre.

3. *Caricetum lasiocarpae* (OSVALD 1932) KOCH 26. Le *Caricetum lasiocarpae* (Tab. 2) se développe dans les mêmes conditions que les peuplements de *Cladium*. Les stades initiaux sont franchement aquatiques (relevés 1 et 2). Les débris des plantes aquatiques et des héliophytes provoquent l'atterrissement de la pièce d'eau. *Scorpidium scorpioides*, qui peut vivre en milieu très aqueux, aide puissamment au colmatage. D'autres Mousses amphibies s'installent et élèvent le niveau du sol qui reste exondé durant les mois de basses eaux. Des Phanérogames des tourbières basses se multiplient sur le substrat moussu. Les espèces de l'Aulnaie germent et grandissent. Le peuplement de *Carex lasiocarpa* évolue vers un groupement arbustif dont on peut observer de beaux individus dans la portion occidentale du Liereman (relevé 4 à 7).

L'évolution se fait tout différemment lorsque *Sphagnum papillosum* parvient à s'installer sur le tapis des Mousses des basses tourbières. Le développement des espèces arbustives est arrêté. Seul *Myrica Gale* continue à vivre mais adopte une forme de végétation particulière, rabougrie (relevé 8).

La plupart des auteurs qui ont décrit des groupements à *Carex lasiocarpa* (KOCH, SCHUMACHER, JONAS, LIBBERT, v. ZINDEREN-BAKKER, DUVIGNEAUD et VANDEN BERGHEM, SCHWICKERATH) rattachent ce groupement au *Parvocaricion canescentis-fuscae* (NORD, 1937) TÜX, 37, alliance qui groupe les associations des tourbières basses acides.

TABLEAU 2. — *Caricetum lasiocarpae*

	1	2	3	4	5	6	7	8
Profondeur de l'eau (en cm)	20	15	10	10	5	5	5	
pH	6					6,5	6,5	
Surface relevée (en m ²)	100	100	4	100	100	100	25	4
<i>Utricularia ochroleuca</i>	2-3	3-4	1-2	1-2	1-2			
<i>Nymphaea alba</i>	3-3	1-2						
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	1-2	2-3						
<i>Sparganium minimum</i>		2-3						
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	1-2							
<i>Carex lasiocarpa</i>	4-4	4-4	4-4	4-4	3-3	4-4	4-4	1-2
<i>Equisetum heleocharis</i>	1-2		2-2	2-2	1-2		2-2	
<i>Phragmites communis</i>	1-2	3-3		1-2	4-4	2-2		
<i>Peucedanum palustre</i>			1-1	2-2	1-2	2-2	2-2	1-2
<i>Comarum palustre</i>			1-2	2-2	2-2	1-2	2-2	1-2
<i>Galium palustre</i>		1-2	1-2	1-2	1-2	1-2	2-2	1-2
<i>Menyanthes trifoliata</i>	2-3		4-4	2-3		2-2		2-3
<i>Hydrocotyle vulgare</i>				1-2	1-2	2-2		1-2
<i>Eriophorum polystachyum</i>				2-2				
<i>Equisetum palustre</i>						1-2		
<i>Epilobium palustre</i>							1-2	
<i>Carex canescens</i>				1-2		1-2		
<i>Scorpidium scorpioides</i>		1-2		3-3	3-3	2-3		
<i>Riccardia pinguis</i>					1-2	1-2	1-2	
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>					1-2	2-3	2-3	
<i>Riccardia sinuata</i>						2-3	1-2	
<i>Sphagnum contortum</i>					1-3	2-3		
<i>Calliergonella cuspidata</i>					2-3	1-2		
<i>Sphagnum subsecundum inundatum</i>			1-2				3-4	
<i>Calliergon cordifolium</i>							3-4	
<i>Drepanocladus exannulatus</i>							2-3	
<i>Campylium polygamum</i>							3-4	
<i>Campylium stellatum</i>						3-4		
<i>Cardamine pratensis</i>							1-1	
<i>Hypericum elodes</i>			1-2				2-3	
<i>Scheuchzeria palustris</i>				1				
<i>Myrica Gale</i>			1-2			1-2	1-2	3-3
<i>Salix cinerea</i>							1-2	
<i>Lycopus europaeus</i>				1-2	1-2	2-2		
<i>Lysimachia vulgaris</i>				1-2	1-2	1-2		
<i>Eupatorium cannabinum</i>					1-2			
<i>Sphagnum papillosum</i>								4-4
<i>Sphagnum recurvum</i>								2-3
<i>Erica tetralix</i>								1-2

LÉGENDE DU TABLEAU 2.

1. Strate aquatique bien développée ; 7-VII-46.
2. *Id.*, facies à *Phragmites* ; 7-VII-46.
3. Facies à *Menyanthes* ; 23-VI-46.
4. Début de l'atterrissement ; en outre : *Lythrum Salicaria* : 1-1, *Carex rostrata* : 2-2 ; 26-V-1946.
5. Facies à *Phragmites* ; en outre : *Pellia epiphylla* : 1-3, *Fissidens adiantoides* : 1-3 ; 7-VII-46.
6. Strate muscinale bien développée ; en outre : *Lythrum Salicaria* : 1-2 ; 26-V-46.
7. *Id.* ; en outre : *Caltha palustris* : 1-2^o ; 23-VI-46.
8. *Sphagnetum* ; en outre : *Molinia coerulea* : 1-2, *Aulacomnium palustre* : 1-3 ; 23-VI-46.

ALLORGE, pourtant, signale dans le Massif central (Aubrac) un *Caricetum lasiocarpae* nettement aquatique, formant liaison entre la Scirpaie à *Scirpus lacustris* et le *Caricetum limosae*.

Depuis que nous étudions la végétation du Liereman, nous sommes porté à considérer le groupement paucispécifique aquatique comme étant le véritable *Caricetum lasiocarpae*. En effet,

Carex lasiocarpa fructifie abondamment et présente une vitalité maximale dans les peuplements les plus aquatiques. Lorsque la plante végète dans une tourbière basse, sa vitalité est réduite et elle est presque toujours stérile. Le fait avait déjà été relevé par SCHUMACHER.

Il y a, au Liereman, un parallélisme parfait entre l'évolution des peuplements de *Cladium* et celle des peuplements de *Carex lasiocarpa*.

Les prairies aquatiques de *Carex lasiocarpa* peuvent être envahies par des populations bryophytiques et phanérogamiques très différentes les unes des autres. Ce fait a entraîné DUVIGNEAUD et VANDEN BERGHEM à distinguer un *Caricetum lasiocarpae oligomesotrophicum* et un *Caricetum lasiocarpae eutrophicum*. Ces « associations », caractérisées par une même espèce, ont dû être rangées dans des alliances différentes. En réalité, *Carex lasiocarpa* n'est, dans ces groupements, qu'une espèce relictuelle.

Nous avons noté, dans le Liereman, deux variétés remarquables de l'association à *Carex lasiocarpa* :

a. *Phragmitetosum* : *Phragmites* forme une strate bien marquée, plus élevée que la strate à *Carex lasiocarpa* (relevé 2). Ce groupement évolue de la même façon que le *Caricetum* typique.

b. *Menyanthetosum* : *Menyanthes trifoliata* forme une strate continue sous les *Carex* (relevé 3).

4. Plages et vasques à *Sphagnum subsecundum inundatum* (*Caricetum limosae* KOCH 1926 ?)

En certains endroits — particulièrement le long des berges nord et est des pièces d'eau — s'observent des tapis de *Sphagnum subsecundum inundatum* et de *Drepanocladus exannulatus*. Ces Mousses forment une frange de largeur variable qui s'avance vers l'eau libre grâce aux apports de sédiments mais qui est écrasée, sur ses arrières, par la croissance des mamelons de *Sphagnum papillosum*.

Les plages à *Sphagnum subsecundum inundatum* sont submergées durant l'hiver et le printemps ; elles sont exondées durant les mois les moins pluvieux mais restent mouillées tout le long de l'année. L'eau des petites flaques qui stagnent sur le tapis des Sphaignes possède un pH = 5,5, valeur intermédiaire entre le pH de l'eau libre (pH = 6 — 6,5) et celui de l'eau d'imbibition des coussins de *Sphagnum papillosum* (pH = 4-5).

Outre quelques espèces relictuelles, plantes aquatiques à vitalité réduite et hélrophytes, on observe, dans ce type de station, une population phanérogamique ouverte où se retrouvent, en mélange, des plantes que les phytosociologues notent habituellement dans des groupements distincts :

a. Espèces du *Rhynchosporium fuscae* TUX. 1937 (*Scheuchzeria palustris* NORDH. 1937) : *Rhynchospora alba*, *R. fusca*, *Drosera intermedia*.

b. Espèces de l'*Eleocharetum multicaulis* (ALL. 22) TUX. 37 (*Litorel- lion* KOCH 26) : *Scirpus multicaulis*, *Juncus supinus*, *Hypericum elodes*.

La plasticité des espèces de l'*Eleocharetum* est plus grande que celle des espèces du *Rhynchosporium*. Les premières s'adaptent facilement à de fortes variations du niveau du plan d'eau, variations qui éliminent les plantes du *Rhynchosporium*, lesquelles préfèrent un substrat simplement mouillé. Il est probable qu'au Lierman le sol est suffisamment longtemps inondé pour que les espèces de l'*Eleocharetum* puissent prospérer mais que les variations du plan d'eau sont insuffisantes pour empêcher le développement des *Rhynchospora*.

5. **Ericetum tetralicis** ALL. 22 **Sphagnetosum papillosum** (JONAS 35) TUX. 37
Les plages à *Sphagnum subsecundum*, les prairies à *Carex lasiocarpa* et les peuplements de *Cladium* en cours d'atterrissement peuvent être envahis par les coussins bombés de *Sphagnum papillosum*. Ces coussins s'étalent, confluent et finissent par former un tapis mamelonné continu. A ce moment, le paysage présente un aspect de lande tourbeuse (Heidemoor) avec *Erica tetralix*, *Narthecium ossifragum* et de petits buissons de *Myrica Gale* hauts de 20-50 cm.

La croissance en hauteur du tapis de Sphaignes paraît être arrêtée très rapidement. Dès que l'épaisseur de la couche de tourbe atteint 30 cm, on constate que les Sphaignes dépérissent sur de larges parcelles. Elles sont alors envahies par des Algues et de petites Hépatiques, deviennent gluantes par temps humide et friables lorsqu'elles sont sèches. *Narthecium* et *Erica*, qui apparaissent en premier lieu sur les coussins de Sphaignes vivantes, sont remplacés, sur les mamelons morts, par *Calluna*, *Potentilla erecta*, *Cladonia div. sp.* De nombreuses germinations de Bouleaux semblent indiquer une évolution ultérieure vers un bois clair.

Du point de vue sociologique, la position de ce groupement — très homogène sur de grandes étendues — est malaisée à définir. Il forme transition entre les associations des tourbières bombées du *Sphagnion* et les associations de landes humides de l'*Ericion*. Si l'on excepte *Sphagnum papillosum*, les espèces caractéristiques des Hochmoor ne sont guère représentées au sein du groupement et elles y sont peu abondantes. Par contre, les

Phanérogames de l'*Ericion* dominant et les individus du groupement ont un aspect différent de celui d'un Hochmoor (1) typique

Myrica Gale ne peut être considéré comme une espèce caractéristique du groupement. Nous n'avons observé des germinations de *Myrica* que dans la partie supérieure de la zone de balancement du plan d'eau des étangs du Liereman. *Myrica* s'y développe dans le tapis toujours mouillé des *Sphagnum subsecundum* et des *Drepanocladus*, aussi bien dans les peuplements de *Carex lasiocarpa* en cours d'atterrissement que sur les plages à *Rhynchospora*. Lorsque ces groupements ne sont pas envahis par les Sphaignes ombrophiles et évoluent vers un taillis, *Myrica* peut se développer pleinement, former des massifs denses et atteindre une hauteur de 1,8 m (*Myrica Gale*-Gebüsch JONAS 1933). Par contre, lorsque les coussins de *Sphagnum papillosum* envahissent le tapis de *Sphagnum subsecundum*, on sait que le développement des espèces du milieu mésotrophe est empêché. *Myrica*, pourtant, résiste et parvient à s'adapter aux nouvelles conditions d'existence qui lui sont imposées. La plante prend une forme de végétation très particulière. Ses tiges rampent dans la tourbe. Seules les extrémités des rameaux dépassent de quelques décimètres le tapis de Sphaignes. Un seul pied de *Myrica* peut ainsi occuper une grande surface.

La croissance en étendue du groupement à *Erica* et *Sphagnum papillosum* paraît être rapide. Un vieux garde chasse m'a affirmé que, depuis une trentaine d'années, la frange à *Sphagnum papillosum* a refoulé devant elle les groupements d'hélophytes d'une dizaine de mètres au moins.

6. **Narthecietum ossifragi** (OSVALD 23) SCHWICK. 40. Le *Narthecietum ossifragi* s'observe dans la partie orientale du « Liereman ». La présence de ce groupement signale les criques de suintement à partir desquelles l'eau glisse vers les parties les plus basses du marécage. En creusant un trou dans un site riche en *Narthecium*, on constate, en effet, qu'il s'emplit immédiatement d'eau (pH : 4,5).

L'assise de tourbe édifiée par le groupement à *Narthecium* est généralement plus épaisse que celle formée par l'*Ericetum Sphagnetosum papillosum*. En plusieurs endroits, nous avons noté plus de 80 cm de tourbe fortement mouillée. Les espèces du *Sphagnion* sont d'ailleurs bien représentées au sein du groupement et leur vitalité y est excellente (*Sphagnum papillosum*, *S. magellanicum*).

En certains endroits, on constate un appauvrissement de la composition floristique du couvert végétal. *Molinia* s'étend dans ces sites et y forme des touradons robustes. *Narthecium*, pourtant, conserve toute sa vitalité et fleurit abondamment. Nous sommes convaincu que cet aspect de l'association (**Molinietosum**) est dû à un abaissement brusque du plan d'eau. Nous avons pu étudier, dans le prolongement du Liereman et à quelques centaines de mètres de ce marais, une suite de dépressions appelées « De Brackeleer ». Ces dépressions, primitivement inondées, ont été radicalement drainées en 1944. D'après les indigènes, l'aspect de la végétation a été totalement modifié en deux ans. La zone, jadis couverte d'un tapis continu de Sphaignes, est actuellement transformée en une prairie

(1) Nous avons pu étudier une tourbière bombée tout-à-fait typique à Postel, à une dizaine de kilomètres de Vieux-Turnhout.

de grosses mottes de *Molinia* alternant avec des peuplements paucispécifiques de *Narthecium* et *Molinia*. *Narthecium* paraît parfaitement résister au drainage et forme même, sur 35 cm de tourbe fibreuse sèche, des peuplements quasi purs. La plante y possède une vitalité étonnante. Nous avons compté, sur une surface de 1 m², 108 hampes florales qui, toutes, portaient un grand nombre de fleurs. LEMÉE a observé le même phénomène dans une tourbière du centre de la France. Des observations ultérieures nous renseigneront sur l'avenir et l'évolution de ces peuplements.

7. **Juncetum acutiflori** BR. BL. 1915 **Sphagnetosum recurvi** (SCHWICK. 38) DUV. 43. Ce groupement est caractérisé par l'abondance de *Juncus acutiflorus* dont les colonies croissent sur un substrat tourbeux, dans un tapis de Sphaignes (*S. papillosum*, *S. recurvum*).

Les sites à juncs ne s'observent qu'en de rares points en lisière de la partie occidentale du Liereman. Ils correspondent à des zones de suintements.

8. **Le fourré à Myrica Gale** (*Myrica Gale-Gebüsch* JONAS 1933). On observe au « Liereman », sur le tapis des Sphaignes et des Mousses mésophiles émergeant de l'eau, quantité de germinations de *Myrica Gale*, de Saules, de Bouleaux, d'Aulnes. La rapidité de développement de ces espèces est fort inégale. *Myrica Gale* supprime facilement les espèces concurrentes, atteint une taille de 1,2 à 1,8 m. et constitue la plante dominante d'un groupement arbustif identique à celui décrit par JONAS pour l'Allemagne du nord-ouest, sous le nom de *Myrica Gale-Gebüsch*.

Sous la strate dense de *Myrica*, on observe des plantes, plus ou moins étiolées, des basses tourbières et quelques relictés des peuplements d'hélophytes. Les Mousses forment, sur le sol toujours humide et inondé durant les mois d'hiver et de printemps, un tapis presque continu. Les Sphaignes mésophiles, les *Drepanocladus*, les *Calliergon* dominent.

Le fourré à *Myrica Gale* ne paraît être qu'un groupement transitoire, caractérisé par la prédominance de *Myrica* dans la strate arbustive. Assez rapidement, on constate que les Saules, les Bouleaux, les Bourdaines, qui ne jouaient qu'un rôle physionomique effacé, dépassent les cimes des buissons de *Myrica* et modifient l'aspect du fourré. En même temps, on observe des transformations dans la composition floristique du sous-bois.

Lorsqu'un site occupé par un fourré à *Myrica Gale* est drainé, on note, dans la strate herbacée, un brusque développement de *Molinia coerulea*. La Graminée y forme souvent des touradons élevés. *Myrica* paraît conserver toute sa vitalité dans cette variante **Molinietosum**.

9. **Le Taillis à Salix cinerea** (*Betuleto-Salicetum* MEYER-DREES 1936 ?). Le groupement à *Salix cinerea*, qui est représenté, au Liereman, par de très beaux individus, succède au fourré à *Myrica Gale*. Les Saules, les Bouleaux, *Frangula Alnus* y atteignent 3-4 m de hauteur. Leurs cimes s'étalent au-dessus des buissons étiolés de *Myrica Gale*. Dans la strate herbacée, peu dense, on note des plantes des basses tourbières à vitalité réduite ainsi que des peuplements de *Calamagrostis lanceolata* et quelques pieds isolés de *Dryopteris spinulosa*. Nous n'avons pu trouver, au

Liereman, les Fougères caractéristiques du groupement : *Dryopteris Thelypteris* et *Dryopteris cristata*. La strate muscinale, généralement bien développée, est le plus souvent dominée par les Sphaignes des Aulnaies : *Sphagnum fimbriatum*, *S. squarrosum*. Les bases des troncs des Saules sont ceinturées d'un épais manchon de Mousses (*Mnium hornum*, principalement). Sur les basses branches, on note quelques épiphytes (*Lophocolea heterophylla*, *Parmelia physodes*).

Le sol, sous le taillis à *Salix cinerea*, est fangeux. Nous avons noté, sous 15 cm de Sphaignes vivantes, une couche de 20 cm de tourbe fibreuse mouillée. Cette assise de tourbe reposait sur une vase brune à éléments très fins, saturée d'eau.

L'apparition, en de nombreux points du Liereman, de ces taillis élevés, est relativement récente. Les gardes-chasse m'ont déclaré qu'il y a une trentaine d'années, l'aspect du marais était totalement différent de sa physionomie actuelle. A cette époque, on ne remarquait pas les petits bois fangeux qui, de nos jours, signalent le marais.

La présence d'*Alnus glutinosa* au sein du groupement semble indiquer, l'assèchement du marais se poursuivant, une évolution ultérieure vers l'Aulnaie.

10. ***Ericetum tetralicis*** (ALL. 22) SCHWICK. 33. La lande à *Erica tetralix* forme une ceinture plus ou moins large tout autour de « Liereman », sauf pourtant dans la portion occidentale du marais où le groupement est remplacé, sur un sol plus eutrophe, par une Aulnaie de terre ferme.

CONCLUSION

Dans une région dont l'aspect évolue avec une rapidité étonnante, le « Liereman » est le dernier témoin d'un complexe de groupements végétaux caractéristiques de l'Europe atlantique. Cette considération nous a poussé à décrire le site de façon assez détaillée.

Nous espérons avoir montré l'importance du « Liereman » pour les naturalistes en général et les botanistes en particulier. Nous insistons pour que des mesures de protection efficaces soient prises pour sa conservation. Il convient d'ailleurs de se hâter. Des cultures et des pâtures chaulées encerclent le « Liereman » de plus en plus étroitement. La nature du marécage risque de se modifier rapidement. Que les générations futures ne puissent reprocher à notre indifférence ou à notre négligence la perte d'un site où se retrouvent le charme et l'intérêt scientifique du paysage campinois primitif !

LITTÉRATURE

- ADRIAENSEN J. et HAECK P. : Lijst van meer of minder zeldzame planten uit de omstreken van Turnhout, *Dodonea*, t. 4, pp. 240-250 (1892).
ALLORGE P. : Les associations végétales du Vexin français, *Rev. gén. de Bot.*, T. 33 (1921) et T. 34 (1922).

- ALLORGE P. et DENIS M. : Note sur les complexes végétaux des lacs tourbières de l'Aubrac, *Arch. de Bot.*, I, pp. 17-36 (1927).
- ALLORGE P. et DENIS M. : Une excursion phytosociologique aux lacs de Biscarosse (Landes), *Bull. Soc. Bot. Fr.*, T. 70, pp. 693-717 (1923).
- CONRAD W. et VERSCHRAEGEN T. : Flora en Fauna in Steden en Landschappen, onder leiding van Ir. Dr. S. LEURS, I, De Kempen, Anvers (1924 ?).
- DEMARET F. : Prodrome des Mousses de Belgique, *Bull. Jard. Bot. État Bruxelles*, t. XVII, pp. 317-387 (1945).
- DERIDDER G. : Kempische Natuurreserven, *Ver. tot Behoud van Natuur-en Siedenschoon*, bull. n° 12 (1923).
- DUVIGNEAUD P. et GILTAY L. : Catalogue des Lichens de Belgique, suppl. au t. LXX du *Bull. Soc. R. Bot. Belg.* (1938).
- DUVIGNEAUD P. et VANDEN BERGHE C. : Associations tourbeuses en Campine occidentale, *Biol. Jaarb.*, t. XII, pp. 53-90 (1945).
- FOURNIER-ABBÉ : Les quatre Flores de France (Poinson-les-Grancey, 1945).
- GLÜCK K. : Pteridophyten und Phanerogamen in Die Süßwasser-flora Mitteleuropas, H. 15 (1936).
- HAUMAN L. et BALLE S. : Catalogue des Ptéridophytes et Phanérogames de la Flore belge, suppl. au t. LXVI du *Bull. Soc. R. Bot. Belg.* (1934).
- HEGI G. : Illustrierte Flora von Mittel-Europa, Munich.
- HEUCKELS H. : Geïllustreerde Schoolflora voor Nederland (1942).
- JONAS F. : Der Hammrich, *Fedde Rep., Beih.* LXXI, p. 35 (1933).
- JONAS F. : Die Vegetation der Hochmoore im Nordhümmling, *Fedde Rep., Beih.* LXXVIII pp. 1-143 (1935).
- KLOOS A. W. : Het geslacht *Utricularia* in Nederland, *Nedl. Kruidk. Arch.*, pp. 321-346 (1932).
- KOCH W. : Die Vegetationseinheiten der Linthebene, *Jahrb. St Gall. Nat. Ges.*, B. 61 (1926).
- LEMÉE G. : Recherches écologiques sur la végétation du Perche, *Rev. gén. Bot.*, T. 50, (1938).
- LIBBERT W. : Die Vegetationseinheiten der neumärkischen Staubecklandschaft, *Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg*, t. 74 et t. 75 (1933).
- PÂQUE E. : Catalogue des plantes... environs de Turnhout, *Bull. Soc. R. Bot. Belg.*, t. XIX, p. 7 (1880).
- SCHUMACHER A. : Die *Sphagnum*-Moore der Wahner Heide, *Verh. Naturk. Ver. preuss. Rheinl. und Westf.*, t. 88, p. 1 (1931).
- SCHWICKERATH M. : Bedeutung u. Gliederung des Differentialartenbegriffs..., *Beit. z. Bot. Centralbl.*, 61, B., H. 3, pp. 351-383 (1942).
- TANSLEY A. G. : The british islands and their vegetation (Cambridge, 1939).
- TÜXEN R. : Die Pflanzengesellschaften Nord-westdeutschlands, *Mitt. flor.-soz. Arb. in Nieders.*, H. 3, pp. 1-170 (1937).
- VANDEN BERGHE C. et DUVIGNEAUD P. : Catalogue des Hépatiques de la Flore belge *Bull. Soc. R. Bot. Belg.*, t. LXXV, pp. 87-99 (1943).
- VAN ZINDEREN-BAKKER E. M. : Het Naardermeer (Amsterdam, 1942).
- VLIEBERGH E. : De Kempen in de 19^e en t' begin der 20^e eeuw (Ypres, 1908).
- ZOBRIST L. : Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchung des Schoenetum nigricantis..., *Beitr. z. geob. Landesaufn. der Schweiz*, H. 18 (1935).

COMPTE-RENDU DE L'HERBORISATION DE LA SOCIÉTÉ ROYALE DE BOTANIQUE, DANS LES ENVIRONS DE LIÈGE, LES 15 ET 16 JUIN 1946

Première journée. — 15 juin 1946.

par M. F. DARIMONT.

Venant de Liège par Herstal et Haccourt, un autocar amène vers 11 h. sur le plateau dominant la Montagne Saint-Pierre un imposant groupe de 39 personnes qui se proposent de visiter les célèbres thiers à orchidées de Nivelles et de Lanaye. Ce sont : Mlle BALLE, Mme BOUILLENNE, MM. CALBERG, CHARLET, M. & Mme DAMBLON, MM. DARIMONT, DELVOSALLE, DEMARET, DEUSE, ERNOULD, Frère FERDINAND, Mme FRISON, MM. HAUMAN, HENIN, HOMÈS, HOSTIE, HOUTERS, LAWALRÉE, Jean LOUIS, LOZET, MAQUET, A. MARÉCHAL, M. et M^{me} MARLIER, MM. MÉLON, MONOYER, MOUREAU, MOUTSCHEN, NOEL, PETIT, RAMAUT, SÉPULCHRE, SOUGNEZ, VAN LANCKER, M^{lle} VAN SOMPEL, MM. WILCZEK, WILLAM.

Se sont fait excuser : MM. BOUILLENNE, KUFFERATH, MATAGNE, SYMOENS.

Avant de nous engager sur le flanc de la montagne et de parcourir ses pelouses herbeuses, nous longeons la crête de la colline afin de comparer la végétation du sommet avec la flore calcicole que nous serons appelés à voir ultérieurement. Nous traversons ainsi, à droite de la route de Hallembaye à Eben, sur le territoire de la commune de Lixhe, toute une série de terres cultivées, de friches, de landes et de broussailles. Une coupe de carrière permet de se rendre compte de l'existence d'un manteau de sables et graviers tertiaires qui dominent au sommet de la montagne les craies et marnes secondaires. Jadis, s'étendaient sur le plateau des landes dont la présence s'expliquait par la nature siliceuse du recouvrement tertiaire. Ces landes sont presque totalement disparues et les dernières régressent rapidement. Signalons comme dernières plantes caractéristiques : *Vaccinium Myrtillus* L., *Genista pilosa* L., *Sarothamnus scoparius* (L.) WIMM., *Pteridium aquilinum* (L.) KUHN. Nous y avons encore vu il y a quelques années *Genista anglica* L. ; aujourd'hui,

c'est en vain que nous avons recherché cette espèce. La lande où notre confrère A. Maréchal a récolté *Gentiana campestris* L. et qui était située à proximité des deux maisons du sommet, est transformée en prairie. Est-il nécessaire de dire que la *Gentiane* est disparue.

Des prairies et des champs fumés ont remplacé les landes et leur végétation est des plus banale. Certains champs, labourés pendant la guerre, sont maintenant abandonnés et ils se transforment en friches. Une de ces friches que colorent vivement Pavots et Matricaires, attire notre groupe. Il s'agit d'un élément de l'Association messicole à *Alchemilla arvensis* et *Matricaria Chamomilla* TUXEN. Une liste des plantes représentées est rapidement dressée :

Caractéristiques de l'Association : *Alchemilla arvensis* (L.) SCOP., *Myosotis arvensis* (L.) HILL., *Matricaria Chamomilla* L., *Valerianella olitoria* (L.) MOENCH.

Caractéristiques de l'Alliance (*Secalinion medioeuropaeum* TX) : *Viola tricolor* L. ssp. *arvensis* (MURRAY) GAUDIN, *Agrostis spica-venti* L., *Papaver dubium* L., *Sherardia arvensis* L., *Legouzia speculum-Veneris* (L.) FISCH.

Caractéristiques de l'Ordre (*Secalinetalia* BR-BL.) : *Centaurea cyanus* L., *Alopecurus myosuroides* HUDS.

Caractéristiques de la Classe (*Rudereto-Secalinetales* BR-BL.) : *Cirsium arvense* (L.) SCOP., *Poa annua* L., *Euphorbia helioscopia* L., *Veronica Tournefortii* GMEL., *Plantago major* L., *Agropyrum repens* (L.) PAL.

Compagnes : *Convolvulus arvensis* L., *Ranunculus repens* L., *Arenaria serpyllifolia* L., *Geranium dissectum* L., *Poa trivialis* L., *Arabidopsis Thaliana* (L.) HEYNH., *Vicia tetrasperma* (L.) MOENCH., *Vicia hirsuta* (L.) S. F. GAY, *Achillea millefolium* L., *Plantago lanceolata* L., *Agrostis vulgaris* WITH., *Rumex crispus* L., *Daucus carota* L., *Tussilago farfara* L., *Artemisia vulgaris* L., *Medicago lupulina* L., *Sonchus oleraceus* L., *Chaerophyllum temulum* L., *Senecio Jacobaea* L., *Cerastium caespitosum* GILIB., *Holcus lanatus* L.

Quelques touffes de seigle et d'orge rappellent la nature des cultures des années précédentes. Dans le cortège des compagnes, on peut remarquer quelques espèces rudérales telles *Artemisia vulgaris* et *Sonchus oleraceus* ainsi qu'un nombre élevé d'espèces de prairie : *Holcus lanatus*, *Poa trivialis*, *Plantago lanceolata*, *Cerastium caespitosum*, *Daucus carota*, *Achillea millefolium*, *Senecio Jacobaea*, etc. Les graminées étendent leurs gazonnements et indiquent le sens de l'évolution de ces champs abandonnés vers la prairie. Remarquons d'autre part que cette association messicole correspond à des sols limoneux ou argilo-sablonneux pauvres en calcaire ou à des sols calcaires profondément décalcifiés. Nous nous trouvons ici en présence d'un sol argilo-siliceux pauvre en calcaire.

Dans une friche voisine, plusieurs pieds de *Valerianella eriocarpa* DESV. suscitent un intérêt mérité.

En bordure de la route, mentionnons *Centaurea Jacea* L. var. *Duboisii* (BOR.) CRÉP., *Vicia pannonica* CRANTZ var. *purpurascens* (DC.) SER. ainsi que des exemplaires tératologiques de *Plantago major* L. et de *Crepis biennis* L.

Un chemin creux agréable descendait jadis du sommet de la colline vers Loën

(Lixhe). Aujourd'hui tout est bouleversé : les cimenteries ouvrent une nouvelle carrière et en « urbanisent » les abords. Chacun peut constater l'ampleur de ces nouveaux travaux et s'effrayer à loisir de l'importance des moyens mécaniques mis en œuvre. Tout en commentant avec animation le spectacle désolant qu'il vient de voir, notre groupe s'approche des premières maisons du hameau de Loën, mais nous ne nous engagerons pas dans le village : un sentier à la base de la Montagne permet de remonter vers le nord, vers le Thier de Nivelles et ses orchidées.

Nous nous arrêtons pour le pique-nique de midi dans un pré abondamment fleuri. Derrière nous, une carrière abandonnée ; en face, sur la rive gauche de la Loën, une prairie marécageuse à *Carex* ; au-delà, des champs cultivés. La carrière est abandonnée depuis une dizaine d'années. Une abondante végétation ligneuse en colonise le fond : *Salix caprea* L., *Betula verrucosa* EHRH., *Fraxinus excelsior* L., *Robinia pseudacacia* L., *Prunus avium* L., etc. forment des fourrés denses. Dans les branches basses grimpent des plants vigoureux de *Lathyrus silvestris* L. La pente raide de la carrière reste nue mais les éboulis de la base se garnissent de *Tussilago Farfara* L. et de *Poa compressa* L., espèces caractéristiques de l'association pionnière des sols calcaires remaniés.

Un pré sec près de la carrière est entièrement tapissé de *Lathyrus tuberosus* L. ; nous récoltons les premières fleurs de cette plante et admirons en même temps de splendides touffes de *Vicia tenuifolia* ROTH. A signaler tout particulièrement une touffe de *Bromus erectus* HUDS., espèce caractéristique des pelouses calcaires, si banale partout ailleurs, mais très rare à la Montagne Saint-Pierre.

La prairie fleurie dans laquelle nous nous sommes installés est située sur un sol remanié ; ce sont des terres de remblai amenées sur le marécage lors de l'exploitation de la carrière. Au point de vue physionomique, la prairie est très belle : Rhinanthes, Scabieuses, Marguerites, Centaurées, Lotiers, Trèfles, Sénéçons etc. mêlent agréablement leurs coloris, mais au point de vue phytosociologique cette prairie ne paraît pas stabilisée malgré le fauchage annuel auquel elle est soumise. La liste suivante, hâtivement établie, donnera une idée suffisante de cette végétation : *Arrhenaterum elatius* (L.) MERT. & KOCH, *Knautia arvensis* (L.) COULT., *Heracleum Sphondylium* L., *Chrysanthemum Leucanthemum* L., *Pimpinella major* (L.) HUDS., *Daucus carota* L., *Plantago lanceolata* L., *Trifolium pratense* L., *Rumex acetosa* L., *Holcus lanatus* L., *Ranunculus acer* L., *Cardamine pratensis* L., *Lychnis Flos-cuculi* L., *Plantago media* L., *Avena pubescens* HUDS., *Equisetum arvense* L., *Centaurea jacea* L., *Alectorolophus hirsutus* (LAM.) ALL. et *A. major* (EHRH.) REICHB., *Lotus corniculatus* L., *Galium mollugo* L., *Primula officinalis* (L.) HILL., *Leontodon hispidus* L., *Ajuga reptans* L., *Medicago lupulina* L., *Veronica chamaedrys* L., *Senecio Jacobaea* L., etc.

Cette prairie appartient indiscutablement à l'ordre des *Arrhenateretalia* PAWLOWSKI et à l'alliance de l'*Arrhenaterion* PAWL., dont elle possède plusieurs espèces caractéristiques : *Chrysanthemum Leucanthemum*, *Pimpinella major*, *Daucus carota*. Les trois espèces caractéristiques *Arrhenaterum elatius*, *Knautia arvensis* et *Heracleum Sphondylium* donnent à penser qu'un *Arrhenateretum*

elaticioris (BR-BL.) SCHERRER est ici en voie de constitution tandis que les *Plantago media* et *Avena pubescens* indiquent une tendance vers la variante à *Briza media* Tx. dont elles sont des différentielles.

La prairie marécageuse à *Carex* est homogène et paraît très intéressante mais la saison n'est pas encore assez avancée pour bon nombre d'espèces et il est malaisé de les déterminer. Signalons *Carex hirta* L., *C. vulpina* L., *Filipendula ulmaria* (L.) MAXIM., *Lotus uliginosus* SCHKUHR., *Festuca rubra* L., *Galium palustre* L., *Lychnis Flos-cuculi* L., etc.

Dans la Loën : *Phalaris arundinacea* L. et *Glyceria fluitans* (L.) R. BR..

La halte ne se prolonge pas : chacun est pressé de gagner les pelouses des coteaux. Nous gravissons un sentier accroché au flanc de la colline près du « Ravin aux Pins noirs », désigné dans la toponymie par l'expression pittoresque de « Tchavêye des Macrales », vallon des sorcières.

Nous voici enfin aux stations d'orchidées. Entre les deux bandes boisées qui garnissent sa base et son sommet, le Thier de Nivelles est recouvert d'une pelouse rase à *Teucrium chamaedrys* L., *Festuca ovina* L. et *Brachypodium pinnatum* (L.) P. BEAUV.. Cette pelouse résulte des actions combinées du feu, des moutons et des lapins sur la forêt, au cours des âges ; elle était tout récemment encore beaucoup plus étendue mais elle tend à régresser très sérieusement. Par suite de la disparition des lapins et des troupeaux de moutons, les broussailles se développent librement : des trainées de colonisateurs arbustifs, *Cornus sanguinea* L., *Corylus avellana* L., *Fraxinus excelsior* L., etc. viennent morceler la grande pelouse. Des Pins noirs plantés il y a 70 ans ont trouvé un sol et un climat si favorables qu'ils donnent une abondante régénération.

Mais ce sont les pelouses qui captent l'attention avec leurs milliers de pieds d'orchidées. *Orchis militaris* L., *Aceras anthropophora* (L.) R. BR. et *Ophrys muscifera* HUDS. dominent ; bien qu'en fin de floraison, les plantes se reconnaissent aisément. *Ophrys apifera* HUDS. est beaucoup plus rare ; *Epipactis atropurpurea* RAFIN. montre à peine ses premières fleurs épanouies ; de rares pieds de *Platanthera chlorantha* (CUSTER) REICH. f. Partout des buissons de Roses : *Rosa micrantha* SM., *R. rubiginosa* L. et leurs variétés.

Après avoir dépassé le « Pazê dès ânes » sentier des ânes, nous voici à la station d'*Orchis purpurea* HUDS. ; pieds vigoureux et très nombreux, hélas déflouris.

Depuis quelques instants, venant de Visé, s'est jointe à notre groupe Madame Purnal-Hardy, la fille d'Apollon Hardy, le botaniste qui révéla la majeure partie des richesses de la Montagne Saint-Pierre.

Nous rejoignons la base de la colline où, parmi les buissons se présentent de curieux pieds d'orchidées ; fleurs d'un rose pâle, lobes du labelle très étroits : sans doute s'agit-il de la variété *stenoloba* DÖLL. de l'*Orchis militaris* ? La détermination qui en fut faite révéla qu'il s'agissait de l'*Orchis simia* LAM., bien précieuse trouvaille pour la Montagne Saint-Pierre où cet *Orchis* a été signalé jadis, mais où il n'a plus été revu depuis très longtemps.

Le long des taillis de la base, l'admiration est forcée par les pieds géants d'*Ep-*

pactis latifolia (L.) ALL. qu'il serait bien intéressant de revoir dans quelques semaines au moment de la floraison. Au bord du sentier : *Centaurea pratensis* THUILL. subsp. *microptilon* (GREN.) ROUY.

Seuls champignons de la journée, trois *Amanita solitaria* FRIES apparaissent au pied d'un charme. Il s'agit d'une espèce rare qui n'a été trouvée qu'en quelques points de la province et qui est nouvelle pour la Montagne Saint-Pierre.

Nous avons dépassé le Thier de Nivelles et atteignons, au Thier de Lanaye, la commune de ce nom en même temps que nous pénétrons dans la province du Limbourg. A cet endroit de grands dépôts de tuffeau et de marne recouvrent la plaine alluviale : ce sont des déblais de la tranchée de Caster, pratiquée dans la Montagne Saint-Pierre pour permettre le passage du Canal Albert.

La plante la plus remarquable de ces déblais est *Hieracium piloselloides* VILL. ; cette habitation est nouvelle.

La fatigue aidant, la botanique est peu à peu délaissée et le gros de la troupe se hâte d'atteindre la route de Lanaye à Laumont où l'autocar nous attend.

Quelques intrépides tiennent cependant à parcourir le Thier de Lanaye afin de comparer sa végétation avec celle du Thier de Nivelles.

Les moutons pâturent régulièrement cette colline. Les effets de ce pâturage sont sensibles : le thier est totalement dépourvu de végétation arbustive. La pelouse, maigre, est constituée en dominance par *Teucrium Chamaedrys* L., *Helianthemum nummularium* (L.) MILL. et *Sanguisorba minor* SCOP. Les graminées sont beaucoup moins développées que sur le thier précédent. Signalons *Sedum mite* GILIB.

Dans la zone nord du Thier de Lanaye, un spectacle affligeant attend les botanistes. A l'insu des milieux scientifiques qui faisaient confiance aux responsables locaux des Eaux et Forêts pour les avertir en cas de danger — le Thier de Lanaye est soumis au régime forestier depuis 1941 — une carrière de silex a été ouverte et sa progression est si rapide que tout le Thier de Lanaye est menacé de destruction. Les naturalistes liégeois constitués en Commission pour la protection de la Montagne Saint-Pierre vont intervenir de toute urgence.

C'est la seconde carrière nouvelle qu'il nous est donné de voir au cours d'une seule journée d'excursion.

Le processus d'appauvrissement de la flore de la Montagne Saint-Pierre — si nous comparons cette flore à celle que la Société Royale de Botanique de Belgique y trouva lors de ses herborisations du siècle dernier — connaîtra bientôt son épilogue, si nous n'y prenons garde, dans l'anéantissement total de la Montagne.

Est-il donc impossible en Belgique de sauver un site dont l'intérêt scientifique est indéniable ?

Et notre excursion s'achève sur cette note pessimiste, signe des temps présents, dans nos pays où l'histoire naturelle ayant perdu le lustre qui en fit la science par excellence des Cours et des Salons de l'Europe, de l'époque des Encyclopédistes jusqu'à celle de la Restauration, n'a pas encore acquis le prestige dont elle jouit dans les pays de civilisation montante.

Deuxième journée. — Dimanche 16 juin 1946.

par M. A. MARÉCHAL

Réunis à l'Institut Botanique de l'Université, les membres participant à cette seconde journée d'excursion gagnent en autocar la belle et pittoresque vallée de l'Ourthe. Mlle Balle, Mme Bouillenne, MM. Calberg, Charlet, Damblon, Darimont, Demaret, Deuse, Ernould, Mme Frison, M. Henin, M. et Mme Holm, MM. Hostie, Jans, Lawalrée, Maquet, Maréchal, M. et Mme Marlier, MM. Mélon, Monoyer, Moureau, Moutschen, Sépulchre, Sougneux, Van Lancker, Mlle Van Sompel, MM. Wilczek et Willam, débarquent vers 11 heures sur la place communale de Comblain-au-Pont où ils sont très aimablement accueillis par Monsieur Bouffa, Secrétaire communal et Conservateur du Parc national des Roches Noires, réserve acquise récemment par la Société « Ardenne et Gaume ». C'est le premier Parc National de notre pays, inauguré officiellement le 18 mai dernier.

M. Bouffa nous accompagnera dans la visite des Roches Noires et, sur ses recommandations qui coïncident avec l'itinéraire préconçu, nous nous dirigeons vers la Tour carrée de l'ancienne église désaffectée de Comblain-au-Pont. C'est, avec les vieux murs moussus qui entourent le cimetière et qui furent le soubassement d'un antique château, tout ce qui reste du passé historique de la commune.

Laissant derrière nous ces vieilles choses d'un temps révolu, nous traversons un ancien parc et bientôt nous voyons, à quelques centaines de mètres devant nous, des pans imposants de murailles rocheuses en alignement et isolées : ce sont trois pittoresques falaises calcaireuses de 70 à 75 mètres de hauteur, séparées par des gorges d'éboulis, colonisées par une végétation, à différents stades d'évolution.

Ces roches frappent à première vue par leur aspect sombre et sévère, leurs fragments chaotiques de la base recouverts de broussailles épaisses et contrastent singulièrement avec le gai paysage qui les entoure.

Constituées par le calcaire carbonifère (viséen inférieur dolomitisé), leur face est orientée vers le sud et d'une inclinaison variant entre 70 et 85°.

Des fentes colmatées, des diaclases, des blocs rocheux relevés et détachés, montrent à suffisance les effets des corrosions et des érosions antérieures.

Par la nature du sol, son orientation méridionale, la forte déclivité des pentes, le régime hydrologique du calcaire, ce site offre la réunion des facteurs propres à donner un maximum de chaleur et de lumière. Le réveil de la végétation y est précoce, mais pendant les étés chauds et secs, combien les Roches Noires présentent un aspect nu et aride !

Nous explorons le pied de la grande Roche (celle de l'Ouest), au milieu d'éboulis herbeux et broussailleux où nous observons des pieds magnifiques de *Platanthera chlorantha* (CURT.) REICHB., *Brachypodium silvaticum* (HUDS.) ROEM. et SCHULT., *Aquilegia vulgaris* L. en association avec une végétation herbacée ombrophile. Une strate arbustive très dense est en majeure partie composée des éléments suivants : *Cornus sanguinea* L., *Rhamnus cathartica* L., *Carpinus Betulus* L., *Corylus avellana* L., *Crataegus monogyna* (JACQ.) ALL. ; elle protège *Milium effusum* L., *Actaea spicata* L., *Brunella vulgaris* L., *Stachys silvaticus* L.

Dans les clairières très minuscules croissent : *Cirsium arvense* (L.) SCOP., *Crepis capillaris* (L.) WALL., *Epilobium montanum* L., *Fragaria vesca* L., *Galium cruciatum* (L.) SCOP., *Geranium columbinum* L., *Poa nemoralis* L., *Poa pratensis* L., *P. trivialis* L., *Senecio erucifolius* L.

Les difficultés occasionnées par l'épaisseur du taillis, l'humidité et les averses répétées, le peu de luminosité du sous-bois nous ont empêchés de pousser plus à fond nos recherches pour revoir *Scleropoa rigida* GRISEB. et surtout la rarissime *Festuca maritima* L. (*F. unilateralis* SCHRAD.), découverte en cet endroit par J. B. Dumortier en 1823 et revue depuis, mais à de longs intervalles, en 1870 par la S. R. B. B., par L. Wathelet en 1882 et par moi en 1911 et 1913.

Nous gravissons, à coups de jarrets vigoureux et en suivant un sentier rocailleux à peine tracé le long du bord de la falaise, la pente très abrupte de la roche.

Au fur et à mesure de l'ascension, on remarque le caractère de plus en plus xérophile de la végétation ayant comme substrat immédiat, une légère couche de terre brune humique, reposant sur la roche sous-jacente.

Comme espèces principales : *Festuca ovina* L., *Koeleria albescens* DC. var. *glabra* DC., *Arabis hirsuta* (L.) SCOP., *Briza media* L., *Carex glauca* MURR., *Satureja acinos* SCHREB., *Cerastium pumilum* CER., *Potentilla verna* L.; *Origanum vulgare* L., *Sedum acre* L., *Sanguisorba minor* SCOP.

Dans les endroits plus accidentés parmi les rocs détachés végètent : *Campanula persicifolia* L., *Thymus serpyllum* L., *Seseli Libanotis* (L.) KOCH.

Au sommet, un plateau herbeux, caillouteux, prairie sèche ou « trieu », véritable *mesobrometum* type où trône à foison *Bromus erectus* L.; nous notons comme constituants du *Brometum erecti* des Roches Noires :

Cirsium acaule (L.) WEBER, *Erigeron acer* L., *Melilotus officinalis* (L.) MEDIK., *Arenaria serpyllifolia* L., *Medicago lupulina* L., *Hieracium pilosella* L., *Onobrychis viciifolia* SCOP., *Reseda luteola* L., *Sanguisorba minor* SCOP., *Campanula rotundifolia* L., *Trifolium filiforme* (L.) subsp. *dubium* GAMS., *Senecio erucifolius* L., *Sedum acre* L., *S. album* L., *Verbena officinalis* L., *Plantago media* L., *Festuca ovina* subsp. *duriuscula* (L.) KOCH, *Brachypodium pinnatum* (L.) P. BEAUV., *Ophrys apifera* HUDS. (rare).

Cà et là quelques buissons disséminés de *Prunus spinosa* L., *Cornus sanguinea* L., *Rhamnus cathartica* L., délimitent les extrémités de cette pelouse.

Puisque nous sommes dans l'ambiance du *Bromion*, nous faisons observer que sur la façade relativement lisse des Roches, aux replats peu proéminents, dans les

fissures colmatées d'éléments détritiques, croissent une série d'espèces chasmophiles et à préférences xérohéliothermiques ; elles y constituent un véritable *xerobrometum* bien caractérisé : *Sesleria coerulea* (L.) ARD., *Festuca ovina* L. var. *glauca* (LAM.,) KOCH, *Hippocrepis comosa* L., *Melica ciliata* L., *Hieracium murorum* L., *Satureja acinos* (L.) SCHUB., *Asplenium ruta-muraria* L., *As. Trichomanes* L., *Seseli Libanotis* (L.) KOCH constituent ici les principales espèces de cette association xérophile.

N'oublions pas de mentionner *Biscutella levigata* L., jolie crucifère très rare, localisée en Belgique dans les vallées de la Meuse, de l'Ourthe, de l'Amblève et de la Basse Lesse et qui gîte en haut de la roche, en compagnie de *Cotoneaster integerrima* MEDIK. Malheureusement les silicules si caractéristiques de la lunetière se détachent déjà.

Le manque de temps ou plutôt l'inclémence de celui-ci nous empêche de visiter en détail et d'observer d'une manière approfondie les différents stades de colonisation d'un grand éboulis séparant la grande Roche que nous venons de quitter du « Lion », falaise monolithiforme, isolée, à sommet tabulaire, incliné vers le Nord. Quant au vallon séparant le Lion de la Roche Est, il a plus évolué au point de vue végétatif et est arrivé au climax forestier.

Cependant nous y observons, en dépit d'un temps maussade, outre les espèces mentionnées dans les groupements phytiques précités :

Strate herbacée :

Arabis hirsuta (L.) SCOP., *Arenaria serpyllifolia* L., *Anthyllis vulneraria* L., *Bromus erectus* HUDS., *Arrhenatherum elatius* MERT. et KOCH., *Festuca ovina* L., *Sesleria coerulea* (L.) ARD., *Euphrasia stricta* HOST., *Orchis mascula* L., *Centaurea scabiosa* L., *Convolvulus arvensis* L., *Dryopteris Linneana* CHRIST, *Verbascum Lychnitis* L., *Moehringia trinervia* (L.) CLAIRV., *Campanula persicifolia* L., *C. trachelium* L., *Carlina vulgaris* L., *Centaurea jacea* L., *Crepis biennis* L., *Dactylis glomerata* L., *Fragaria vesca* L., *Galeopsis ladanum* L., *Galium asperum* SCHREB., *G. cruciatum* (L.) SCOP., *Helianthemum nummularium* MILL., *Helleborus foetidus* L., *Hieracium murorum* L., *Holcus lanatus* L., *Inula conyza* DC., *Knautia arvensis* (L.) COULT., *Lotus corniculatus* L., *Melica ciliata* L., *Leontodon hispidus* L., *Picris hieracioides* L., *Anemone nemorosa* L., *Ranunculus repens* L., *Rumex acetosa* L., *Ranunculus acer* L., *Silene nutans* L., *Alliaria officinalis* (L.) ANDRZ., *Teucrium botrys* L., *Verbascum Thapsus* L., *Vincetoxicum officinale* MOENCH., *Crepis foetida* L..

La strate arbustive est représentée soit par des éléments isolés répandus sporadiquement, surtout à la partie supérieure de l'éboulis dont le substratum caillouteux disparaît déjà sous un tapis de graminées ; soit à la base par des massifs buissonnants d'espèces variées déjà nommées.

Citons : *Ribes grossularia* L., *Prunus spinosa* L., *Cornus sanguinea* L., *Rhamnus cathartica* L., *Rosa canina* L., *R. rubiginosa* L., jeunes pousses de *Quercus sessilis* EHRH., *Populus alba* L., *Clematis vitalba* L., *Cotoneaster integerrima* MEDIK. que nous voyons partout disséminé, aussi bien à la base qu'au sommet, attirant les regards par ses jolis petits fruits pisiformes d'un beau rouge.

Quant aux espèces arborescentes, elles constituent une forêt à la base des Roches et dans les parties à terre meuble plus profonde d'un petit vallon.

Parmi les principales espèces citons :

Acer campestre L., *A. pseudoplatanus* L., *Alnus glutinosa* GAERTN., *Betula verrucosa* EHRH., *B. pubescens* EHRH., *Carpinus Betulus* L., *Corylus avellana* L., *Cornus mas* L., *Cornus sanguinea* L., *Evonymus europaeus* L., *Fagus sylvatica* L., *Fraxinus excelsior* L., *Berberis aquifolium* L. (naturalisé), *Prunus avium* L., *Quercus Robur* L., *Qu. sessilis* EHRH., *Robinia pseudacacia* L., *Salix capraea* L., *S. cinerea* L., *Pirus aucuparia* L., *Viburnum opulus* L. — En sous-bois nous remarquons : *Arum maculatum* L., *Dryopteris Filix Mas* (L.) SCOTT., *Actaea spicata* L., *Brachypodium silvaticum* (HUDS.) ROEM. et SCHULT, *Senecio nemorensis* L., *Rosa arvensis* HUDS., *Rubus* sp.

La lisière sud des Roches, très herbeuse cache *Cæloglossum viride* (L.) HARTM., et les cultures voisines hébergent *Orlaya grandiflora* (L.) HOFFM.

En résumé, la végétation des Roches Noires est composée par :

- a) un **mesobrometum** bien caractérisé (trieux des pentes herbeuses et du plateau) ;
- b) un **xerobrometum** (falaises rocheuses) ;
- c) une association complexe des éboulis ;
- d) une association forestière mélangée, du type **Querceto-carpinetum**.

Mais l'heure fixée pour le repas est arrivée, et nous nous empressons de nous rendre au lieu du rendez-vous, à l'Hôtel des Familles, au pied des Tartines.

Déjà, dès le pont de Sçay que nous traversons, en tournant le dos aux Roches Noires, cachées par le beau rocher Napoléon en surplomb au-dessus de la route, le superbe et pittoresque massif de hautes falaises rocheuses, constituées par le calcaire viséen supérieur, apparaît devant nous barrant l'horizon vers l'Est.

Culminant à environ septante mètres au dessus de l'Ourthe, ces falaises bizarrement découpées, surtout à proximité de la gare de Comblain-au-Pont, alternent avec de sombres gorges boisées.

Ce sont comme des monolithes dressés en minces tranches parallèles, complètement isolés les uns des autres qui constituent les « Tartines ».

Mais ce mot retentit mal à nos estomacs affamés et nous voilà réunis aux confrères qui nous ont déjà précédés à l'hôtel.

Pendant le repas, la pluie s'est mise à tomber copieusement par averses répétées, entravant la poursuite de nos explorations et nous forçant à prolonger notre séjour chez l'hôtelier qui, très aimablement et ce dont nous le remercions de tout cœur, nous a accordé l'autorisation de visiter les rochers boisés des Tartines, lesquels sont la propriété de l'Hôtel.

Profitant d'une accalmie, quelques courageux se décident malgré le feuillage dégoulinant de larges gouttes, les sentiers glissants et les hautes herbes tout humides, à jeter un coup d'œil sur ce site remarquable.

Nous empruntons l'étroit chemin longeant la base des falaises et des éboulis peu colonisés. Cette sente nous conduira par quelques lacets ascendants, au faite des roches, d'où l'on jouit d'un panorama prestigieux sur l'amont et l'aval de la vallée.

Voici immédiatement à notre gauche un « cron » de tuf calcaire, provenant par la voie du phénomène physico-chimique bien connu, du dépôt occasionné par une venue souterraine très calcaire émergeant quelque dix mètres plus haut. Ce cron rappelle ceux de la région jurassique mais, il est plus richement colonisé par les bryophytes. Aussi notre confrère Demaret s'empresse-t-il d'en faire le relevé ainsi que des mousses qui croissent à la base humide des rochers voisins qui lui fournissent de beaux exemples d'associations bryophytiques.

La frondaison luxuriante de ce coin ombré où poussent vigoureusement *Acer pseudoplatanus* L., *Acer campestre* L., *Tilia platyphyllos* SCOP., et en corniche sur les rochers : *Corylus avellana* L., *Carpinus Betulus* L., *Cornus sanguinea* L., *C. mas* L., *Viburnum Opulus* L., *Salix caprea* L., *Prunus spinosa* L., *Cerasus avium* L., *Crataegus monogyna* (JACQ.) ALL. ; la proximité de mares stagnantes non éclairées, ce qui explique leur pauvreté en plantes aquatiques, mares témoins relictés de l'ancien cours de l'Ourthe déplacé pour l'aménagement de la gare, expliquent la présence en ce lieu d'une atmosphère calme, humide, propice à la croissance des espèces d'ombre. Aussi y rencontrons-nous *Lunaria rediviva* L., *Stachys silvaticus* L., *Stellaria nemorum* L., *Milium effusum* L., *Bromus ramosus* HUDS., *Brachypodium silvaticum* (HUDS.) ROEM. et SCHULT.

Au fur et à mesure de notre ascension, à travers les broussailles masquant parfois notre sentier, apparaissent dans les clairières rocheuses et herbeuses : *Seseli Libanotis* (L.) KOCH, *Sesleria cærulea* (L.) ARD., *Orchis mascula* L., *Hypericum montanum* L., *Polygonatum officinale* ALL., *Cotoneaster integerrima* MEDIK., *Ribes grosularia* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) P. BEAUV.

Le sommet des Tartines se présente sous forme de plateau étroit, à buissons rabougris, au gazon ras de *Festuca ovina duriuscula* avec des formes naines de *Briza media* L., *Sanguisorba minor* SCOP., *Pimpinella saxifraga* L. Là, croît aussi en plaques denses, et jusque dans les anfractuosités des roches surplombantes, le rarissime *Dianthus caesiuss* SM. qui, une fois la floraison passée, confond ses touffes avec le gazon des pelouses.

Notre confrère Darimont, ayant escaladé un éboulis, rapporte une superbe touffe de la précieuse caryophyllacée ainsi que de beaux spécimens de *Polystichum lobatum* (HUDS.) PRESL., et de *Cardamine impatiens* L.

Nous nous empressons de redescendre par le chemin creusé à même la roche, regrettant ne pouvoir admirer à l'aise ces abris sous roche, ces parois érodées et corrodées, tous ces décors rocheux, vestiges de grottes et de cavernes aujourd'hui disparues.

« Tranches verticales de rochers isolés, évoquant un travail spéléologique ancien, ce sont là les débris d'une grotte dont la voûte est retombée dans le lit actuel de l'Ourthe. » (Max Lhoest et Fourmarier.)

La descente assez accélérée ne nous empêche pas cependant d'observer et de noter, sur les parois des rochers surplombants et aux abords des éboulis bon nombre d'espèces chasmophiles : *Cystopteris fragilis* (L.) BERNH., *Dryopteris Linneana* CHRIST., *D. Robertiana* (HOFFM.) C. CHRIST., *Polystichum lobatum* (HUDS.) PRESL., *Phyllitis scolopendrium* (L.) NEWM., *Asplenium ruta-muraria* L., *Ceterach officinarum* DC., *Festuca ovina* var. *glauca* (LAM.) KOCH., *Rosa pimpinellifolia* L., *Rhamnus cathartica* L., *Cornus mas* L., *Dianthus caesiuss* SM., ce dernier véritablement accroché aux parois verticales de la falaise et dont la teinte des fleurs d'un rouge violacé et si odorantes, tranche sur les parois blanchâtres de la roche.

A notre descente, nous prenons place dans l'autocar où nos confrères nous ont devancés et comme le retour est fixé par les vallées de l'Ambève et de la Vesdre, nous aurons l'occasion d'ajouter au programme de ces deux journées d'excursion, un point non prévu, la visite à un site biologique privilégié :

La « HEID DES GATTES », près d'Aywaille.

Rapidement la voiture nous emporte en suivant la route de l'admirable vallée de l'Ambève ; le ciel s'est rasséréné et les rayons d'un soleil parcimonieux daignent enfin se montrer. Nous renonçons bien à regret à visiter la riche habitation du *Saxifraga caespitosa* L. subsp. *decipiens* (EHRH.) ENGL. ET IRMSCH. qui est située en haut du talus de la route, à l'orée des taillis.

Nous sommes arrivés.

Je ne m'étendrai pas sur les caractères biologiques concernant ce site tout à fait exceptionnel.

M. Darimont les a suffisamment exposés dans une communication antérieure faite à la séance du 7 février 1944 de la Société Royale de Botanique et insérée dans son Bulletin (1).

Notre jeune confrère résume en quelques mots les données géographiques, topographiques, géologiques et hydrologiques expliquant la présence des différents biotopes rencontrés dans un coin si restreint (5 hectares environ).

On passe aux récoltes. Voici en abondance, de la base au sommet du rocher, *Artemisia campestris* L. seule habitation belge de cette rarissime espèce. Elle fleurit seulement en juillet-août, donnant à la falaise un aspect charmant, par ses calathides penchés d'un jaune d'or, se mariant aux capitules de même teinte de l'*Aster linosyris* (L.) EHRH. croissant dans son voisinage. C'est le seul endroit de la province de Liège où cette dernière espèce est renseignée, août est aussi son époque de floraison.

Des cris d'admiration éclatent. Quoi ? C'est que l'on vient de montrer de magnifiques spécimens en fleurs de \times *Sempervivum Funckii* F. BRAUN var. *aqualiense* ED. MORREN (2).

(1) FREDDY DARIMONT. *Un site biologique à protéger*. : La Heid des Gattes près d'Aywaille. B. S. R. B. B., T. LXXVII, 1945.

(2) La joubarbe d'Aywaille n'est pas une espèce pure : c'est un triple hybride \times (*S. arach-*

Quelle délicatesse et quelle fraîcheur dans le coloris des pétales d'un beau rose tendre !

Des rosettes sont distribuées parcimonieusement aux confrères enchantés. Cette plante, parfaitement naturalisée en cet endroit, y était déjà connue au temps de LEJEUNE et de COURTOIS.

Malgré les broussailles humides et les pentes rendues glissantes par la pluie, quelques jeunes intrépides escaladent les premiers escarpements et redescendent pour distribuer de beaux échantillons de *Viscaria vulgaris* ROEHL. Un peu après M. Darimont découvre *Campanula patula* L. rare espèce si bien représentée en cet endroit et que je n'avais plus revue in situ depuis plus de quarante ans. *Ceterach officinarum* L. vient compléter le bouquet ravissant des espèces caractéristiques de la Heid des Gattes.

Aussi est-ce le cœur content que nous réintégrons nos places dans l'autocar pour le retour vers la Cité Ardente.

La Société Royale de Botanique de Belgique a visité pendant ces deux jours d'excursions, quatre sites biologiques remarquables de la province de Liège et dont la conservation intégrale s'impose et ce aux points de vue scientifique, didactique, pittoresque et artistique.

C'est chose faite pour deux d'entre eux :

Les Roches Noires, propriété d'Ardenne et Gaume et les Tartines, propriété privée. Les deux autres : Montagne Saint-Pierre et Heid des Gattes font l'objet de démarches répétées dans le but d'obtenir leur classement comme « Réserves scientifiques ». Espérons que bientôt, on aboutira à un heureux résultat.

Nous sommes heureux que, malgré un temps parfois incertain, nous ayons pu mener à bien l'excursion générale annuelle de la Société Royale de Botanique et contribuer à faire revivre ces journées si réconfortantes, où les confrères se revoient, échangent leurs impressions, se communiquent leurs recherches et leurs travaux, le tout scellé par une franche amitié confraternelle que l'on ressent d'autant plus forte, que les cinq années précédentes d'occupation ont été embuées de tristesse mais cependant pleines de courage et d'espérance.

noideum × *montanum* × *Wulfenii*) et dénommée × *S. Funckii* F. BRAUN var. *aqualiense* MORREN.

S. montanum LIN., qui est une espèce pure et × *S. Schnittspahnii* LAGGER qui est un hybride binaire × (*S. arachnoideum* × *tectorum*) ne peuvent donc être pris comme synonymes de × *S. Funckii* F. BRAUN var. *aqualiense* MOR.

(LLOYD PRAEGER D. Sc. *Sempervivums*, Royal horticultural Society — Vincent Square — London 1932.)

REMARQUES SUR LA VÉGÉTATION DES PANNES DANS LES DUNES LITTORALES ENTRE LA PANNE ET DUNKERQUE

par **Paul DUVIGNEAUD**

Associé du F. N. R. S.

INTRODUCTION.

J'ai eu l'occasion d'explorer, en octobre 1946, les dunes qui s'étendent le long de la mer du Nord entre La Panne et la frontière française sur une superficie d'environ 650 hectares.

Ce site, qui jusque fin 1940 était resté à l'abri de toute action humaine et notamment de tout lotissement et de toute construction, fut alors intégré dans le système de fortifications allemandes dit « mur de l'Atlantique » ; les dunes bordières, farcies de béton et de métal, furent transformées en fortins, emplacements de batteries, et abris de tous genres. Ce réseau de fortifications a été limité à une bande côtière d'environ 150 mètres de largeur, de sorte que le système intérieur de pannes et de dunes secondaires qui s'étend en profondeur sur près de 2 kilomètres est encore aujourd'hui absolument intact. Les dunes claires, semées des délicates brosses glauques des oyats ou des massifs noirs de sureaux, alternent tantôt avec des pannes bleu-vert d'argousiers et de saules rampants toutes piquées des inflorescences plumeuses de *Calamagrostis epigeios*, tantôt avec des dunettes toutes brunes de *Tortula* où courent les buissonnements nains du rosier des dunes, tantôt encore avec des dépressions humides à *Carex* où le tapis de mousses est semé de *Parnassia*, de gentianées et d'orchidées aux couleurs brillantes et variées ; de cet ensemble se dégage un sentiment poétique rarement égalé, et il n'est pas étonnant que de nombreux peintres aillent chaque année y planter leur chevalet, et fixer pour des siècles un paysage si particulier. Il est plus étonnant de constater qu'au point de vue botanique, l'endroit est presque inconnu, bien qu'il ait été visité par des générations successives de botanistes ; ceux-ci n'ont pas cru nécessaire de publier leurs observations ; MASSART dans son étude sur la végétation des districts littoraux et alluviaux de la Belgique, semble s'être cantonné aux environs de Nieuport et de Coxysde ; c'est dans l'« Étude sur la végétation et la flore du littoral de la mer du Nord de Nieuport à Sangatte », de HOQUETTE, que l'on trouve le plus de renseignements ; encore sont-ils quelque peu confus et fragmentaires.

Vu cette pénurie de documents, et comme d'autre part la destruction des sites naturels de la région littorale se poursuit avec une vitesse accrue, il m'a paru utile de publier mes observations, encore qu'elles soient incomplètes du fait qu'elles ont été effectuées en octobre, c'est-à-dire à une saison où certaines thérophytes à développement vernal ont totalement disparu, et où la détermination de certaines Graminées et Cypéracées est difficile, sinon impossible.

Les dunes de La Panne.

Les dunes de la Panne ont été longuement décrites par RAHIR (1932).

Entre une barrière de dunes côtières qui fait face à la mer tout le long de la côte, et une barrière interne de dunes fixées plus ou moins artificiellement, en contact avec les Polders, s'étend sur des kilomètres carrés un réseau de « pannes » plus ou moins humides et plus ou moins séparées les unes des autres par un système de petites dunes internes orientées en tous sens ; cet ensemble vallonné est traversé d'Est en Ouest par un énorme bourrelet sableux large de ± 300 mètres, la « grande Dune blanche » ; cette formidable masse de sable non fixé, qui, à part quelques *Sambucus* à moitié enlisés ne porte aucune végétation, est une menace perpétuelle pour les pannes avoisinantes, soit qu'elle les envahisse brutalement par les bords, soit qu'elle les ensable lentement à distance par un dépôt éolien.

Tout cet ensemble sableux s'est formé en arrière de la plage par le processus habituel de la xérosère des dunes :

Agropyretum juncei \rightarrow Ammophiletum maritimae \rightleftharpoons Hippophaeto-Ligustretum.

Le découpage en dunes secondaires, dunettes et pannes, est dû à des phénomènes éoliens secondaires (voir MASSART 1908).

Les pannes ; le milieu.

Les pannes sont donc des dépressions plus ou moins étendues situées entre les dunes. Elles peuvent avoir la forme de cirques, ou être allongées en vallons larges et peu profonds.

Le sol est constitué d'un sable calcaire riche en débris de coquillages et il peut contenir de faibles quantités de NaCl. Sa réaction est donc très nettement alcaline ($\text{pH} \pm 8,0$). La surface du sol se trouve, selon les endroits, à des distances variables du niveau de la nappe aquifère, et l'on observe toutes les transitions entre le sable sec, le sable humide, et le sable recouvert d'eau, comme entre le sable mouvant et le sable fixé.

Le niveau de la nappe aquifère est très variable au cours de l'année, et d'une année à l'autre.

Voici d'après PONCELET (1946) les données climatiques se rapportant à la région :

pluviosité annuelle	712 mm
nombre de jours de pluie $\geq 0,1$ mm	170
isotherme de janvier	3°5

isotherme de juillet	16°5
durée de la période sans gelée	220 jours
nombre de jours de gelée par an	45

Comme facteurs biologiques, il faut noter la grande abondance des lapins et des oiseaux.

En ce qui concerne la végétation on peut considérer deux séries évolutives : la **xérosère** et l'**hydrosère**, qui ont toutes deux pour aboutissement la formation de broussailles épineuses à *Hippophaes rhamnoides* et *Salix repens* (*Hippophaeto-Ligustretum*).

LA XÉROSÈRE

Elle se développe sur les parties sèches des pannes, c'est-à-dire souvent sur de petites émergences arrondies ou sur des mammelons peu saillants, dont certains peuvent atteindre une hauteur de plusieurs mètres.

Cette xérosère est assez différente de celle des dunes proprement dites ; la différence réside principalement dans l'action du vent. Dans les dunes, la surface du sol est très inclinée et très exposée à l'action des vents ; l'érosion et les déchaussements sont fréquents ; la végétation y est discontinue et en perpétuelle transformation ; les groupements végétaux n'arrivent pas à se stabiliser. Dans les pannes, à l'abri des dunes et sur un sol peu incliné sur lequel le vent a peu de prise, la végétation est beaucoup mieux développée et on peut y observer des groupements beaucoup plus stables.

L'époque à laquelle j'ai fait mes observations n'était pas favorable à la détermination de toutes les espèces, et je ne donnerai de la xérosère qu'un bref aperçu (voir aussi tableau III).

1. La colonisation du sable nu se fait par un **Ammophiletum** fugace, qui fait rapidement place à un groupement de Mousses fixatrices de la surface du sable, le **Tortuleto-Phleetum** (1). Les éléments les plus actifs de cette association sont *Tortula ruraliformis* et *Camptothecium lutescens* (2), qui forment un tapis brunâtre dans lequel sont piquées quelques phanérogames, dont un certain nombre de Thérophytes ; voici un relevé de ce groupement ; la rareté des Thérophytes doit être imputée à l'époque tardive ; surface 25 m² sur émergence sableuse ; pH 7,5 ; CaCO₃ abondant (3).

(1) Synonymie : Assoc. à *Tortula ruraliformis* et *Galium verum* var. *maritimum* HOQUETTE 1927. Tortuleto-Phleetum BR. BL. et DE LEEUW, 1936, Tx 1937, LOUIS et LEBRUN 1942.

(2) On peut observer en de nombreux endroits du « Mur de l'Atlantique » la colonisation extrêmement rapide par ces deux espèces des tas de sable formés lors du creusement des abris et des boyaux de communication.

(3) Les combinaisons employées pour désigner les espèces sont celles des catalogues de HAUMANN et BALLE (Phanérogames) et DEMARET (Muscinées) ; les noms des espèces et variétés qui ne sont pas signalées dans ces catalogues sont suivis des noms de leurs auteurs.

<i>Car. de l'Association et de l'Alliance</i> (Koelerion)		<i>Compagnes</i>	
5.4	<i>Tortula ruraliformis</i>	2.2	<i>Galium verum</i>
1.2	<i>Sedum acre</i>	2.2	<i>Cladonia rangiformis</i>
+ .1	<i>Phleum arenarium</i>	1.2	<i>Hypnum cupressiforme</i>
+ .1	<i>Lotus corniculatus</i> v. <i>crassifolius</i>	1.1	<i>Thuidium abietinum</i>
+ .2	<i>Koeleria albescens</i>	1.2	<i>Cladonia furcata</i>
		1.1	<i>Erodium cicutarium</i>
		+ .2	<i>Festuca rubra</i>
		+ .2	<i>Cerastium semidecandrum</i>
		.2°	<i>Ammophila maritima</i>
3.2	<i>Carex arenaria</i>	+ .1	<i>Luzula campestris</i>
+ .2	<i>Corynephorus canescens</i>	+ .1	<i>Peltigera canina</i>
	<i>Car. de l'Ordre</i> (Corynephoretalia)		

Dans les cas typiques, *Tortula* domine, mais on note très souvent, spécialement où le sol est plat et tassé, un groupement qui a l'aspect d'une pelouse rase, où dominent *Festuca capillata*, *Hypnum cupressiforme* et *Cladonia rangiformis*, avec abondance de *Luzula campestris* et *Centaureum umbellatum* ; ce groupement semble correspondre à un début de décalcification du sol et constituer une transition vers l'association acidophile à *Festuca capillata* et *Galium maritimum*, étudiée par BRAUN-BLANQUET et DE LEEUW dans les dunes décalcifiées de l'île d'Ameland. D'autre part, le passage au groupement suivant peut se faire par l'intermédiaire d'un stade à *Ononis repens*.

2. Le stade suivant de la xérosère est constitué par une association sur sable du **Bromion erecti**. Les nombreuses associations connues de cette alliance caractérisent pour la plupart la terre des rochers calcaires ; cependant, DE LEEUW en a décrit, en 1938, une association arénicole, l'*Anthyllideto-Silenetum otitis*, des dunes calcaires de Hollande ; vu le peu de documents dont on dispose actuellement, il est difficile de dire si le groupement du Bromion des pannes sèches de la côte belge est une variante de l'*Anthyllideto-Silenetum*, ou s'il a la valeur d'une association distincte. Dans les dunes de La Panne (1), ce groupement présente fréquemment une strate suffrutescente à *Rosa spinosissima* ; en voici un relevé pris sur des dunettes, non loin du village ; surface 25 m² sur émergences sableuses ; pH 7,5 ; CaCO₃ abondant ; sable quelque peu humifère.

(1) Aussi à Coxyde et Nieuport.

Caractéristiques locales.

- 1.4 *Rosa spinosissima*
- 1.2 *Thalictrum minus* var. *dunense*
- 3.3 *Ranunculus bulbosus* var. *valdepu-*
bens (Jord.) Briq.
- (2.2) *Ononis repens* ssp. *maritima*
- 1.2 *Silene nutans*
- 1.1 *Cynoglossum officinale*
(*Thesium humifusum*)
- 1.1 *Orobanche caryophyllacea*

Car. de l'Alliance (Bromion)

- 1.2 *Thymus Serpyllum* ssp. *chamaedrys*

Car. de l'Ordre (Brometalia)

- 2.3 *Helianthemum nummularium* ssp.
 ovatum
- 1.2 *Carlina vulgaris*
- 1.2 *Arabis hirsuta*
- 1.2 *Arenaria serpyllifolia*
- 1.2 *Saxifragae tridactylites*
- 1.2 *Asperula cynanchica*
- 1.1 *Cerastium semidecandrum*
- 1.1 *Taraxacum laevigatum*

d. maritimes

- 1.2 *Festuca rubra* subvar. *arenaria*
- 1.2 *Galium verum* var. *littorale*
- 1.2 *Galium mollugo* fo.
- 1.1 *Senecio Jacobaea* fo.
- 1.1 *Viola canina* var. *dunensis* Becker

di (du *Tortuleto-Phleetum*)

- 2.2 *Tortula ruraliformis*
- 2.3 *Camptothecium lutescens*
- 1.2 *Carex arenaria*
- 1.2 *Sedum acre*
- 1.2 *Koeleria albescens*
- 1.2 *Erigeron canadense*
- 1.1 *Hypochaeris radicata*
- 1.1 *Erodium cicutarium*

dt (de l'*Hippophaeto-Ligustretum*)

- 2.2 *Rubus caesius*
- 1.2 *Salix repens* f. *arenaria*
- 1.1 *Hippophaes rhamnoides*

Compagnes

- 2.2 *Calamagrostis epigeios*
- 2.2 *Luzula campestris*
- 2.2 *Hypnum cupressiforme*
- 1.2 *Hieracium pilosella*
- 1.2 *Veronica chamaedrys* fo. (1)
- 1.2 *Crepis capillaris*
- 1.2 *Vicia lathyroides*
- 1.2 *Cerastium caespitosum*
- 1.2 *Polygala vulgaris*
- 1.2 *Geranium molle*
- 1.2 *Cladonia rangiformis*
- 1.2 *Poa pratensis*
- 1.2 *Lathyrus tuberosus*
- 1.1 *Cardamine pratensis*
- 1.2 *Festuca ovina* var. *tenuifolia*.

Ce groupement se confond plus ou moins avec une autre association arénicole, l'association à *Salix repens* et *Thalictrum minus* Tx 1937, que son auteur rattache au *Quercion*, et qui peut aussi présenter une strate à *Rosa spinosissima* ; mais cette association de l'Allemagne du Nord-Ouest est très pauvre en espèces et correspond à un sol décalcifié.

3. L'aboutissement de la xérosère est la broussaille épineuse à *Hippophaes* et *Salix repens*: *Hippophaeto-Ligustretum asparagetosum* MELTZER 1941. Les botanistes hollandais rattachent ce groupement au *Quercion pubescentis-sessiliflorae*. *Calamagrostis epigeios* y forme souvent facies.

(1) Forme longuement stolonifère ; les stolons, à feuilles pétiolées, peuvent localement couvrir le sol sur plusieurs mètres carrés.

L'HYDROSÈRE

(Série des pannes humides).

1. **Stades initiaux.** Les mares persistantes sont rares et de surface restreinte dans le site envisagé. Elles permettent cependant de voir que l'atterrissement se fait par l'intermédiaire d'une *association* à *Eleocharis palustris* (HOQUETTE 1927) ; les peuplements de cette espèce colonisent le fond de l'eau d'une manière aussi bien centrifuge que centripète. Aux peuplements centrifuges, qui sont les plus aquatiques, se mêlent les *Chara* (*Ch. foetida*, *Ch. hispida*), les *Myriophyllum* et les *Potamogeton* (*P. densus*, *P. coloratus*). Les peuplements centripètes ont une strate muscinale dense composée de formes aquatiques de *Drepanocladus aduncus* ; quand l'atterrissement progresse, on voit se développer abondamment *Carex trinervis* et *Hydrocotyle vulgaris*, qui annoncent le groupement suivant.

2. **Association à *Carex trinervis* et *Drepanocladus aduncus*.** (All. : Schœnion) (tabl. I).

a. C'est l'association typique des pannes humides ; elle forme une tourbière alcaline de l'alliance du **Schœnion** ; la tourbe formée est peu épaisse (± 10 cm). L'association est difficile à caractériser : au groupe d'espèces édifiatrices de tourbe, composé principalement de *Carex trinervis*, *Drepanocladus aduncus*, *Chrysophyllum* div. sp. et localement de *Juncus obtusiflorus*, se superpose une strate suffrutescente peu élevée de *Salix repens*. Un groupement assez semblable, l'*Acrocladieto-Salicetum*, a été signalé dans l'île Frisonne d'Ameland par BRAUN-BLANQUET et DE LEEUW (1937) ; ces auteurs n'ont pas spécifié la position systématique de leur groupement, mais TUXEN (1937) le considère comme une *sous-association* à *Salix repens* du Franguleto-Salicetum, c'est-à-dire plutôt comme un groupement arbustif que comme un groupement de tourbière ; au contraire, WEEVERS (1940) et WESTHOFF (1946) situent l'*Acrocladieto-Salicetum* à la place qui lui convient le mieux, c'est à dire parmi les tourbières alcalines de l'Alliance du Caricion Davallianae (= Schœnion).

Le relevé « princeps » de BRAUN-BLANQUET et DE LEEUW indique une dominance absolue de *Salix repens* dans la strate supérieure, et d'*Acrocladium cuspidatum* dans la strate muscinale ; ceci correspond probablement à un stade terminal, qui s'observe également à La Panne lors de l'évolution des groupements tourbeux vers les broussailles humides à *Hippophaes* et *Salix* (voir relevé 3 tabl. I).

Les relevés de WEEVERS (1940) pour l'île de Goeree, en Zélande, indiquent un groupement assez nettement différent, avec dominance de *Potentilla erecta*, *Carex panicea* et *Acrocladium cuspidatum*.

A La Panne, le groupement que je décris provisoirement sous le nom de *Association* à *Carex trinervis* et *Drepanocladus aduncus* possède un caractère de tourbière alcaline beaucoup plus nettement accusé par une strate mus-

TABEAU I. — ASSOCIATION A CAREX TRINERVIS ET DREPANOCLODUS ADUNCUS.

	1	2	3	4	5	6	7	8
pH	8,1	8,0	.	.	.	7,6	.	.
Caractéristiques locales								
Carex trinervis	3,2	2,2	2,2	3,2	4,3	3,2	1,2	2,2
Drepanocladus aduncus	4,3	3,3	2,3	.	2	2,3	5,5	5,3
Herminium monorchis (fl)	+ 2	2	.	.
Equisetum variegatum	1,2
Gentiana uliginosa Willd.	1,2	.	.
Caractéristiques de l'Alliance (Schoenion)								
Epipactis palustris	1,1	+ 0	1,2	1,2	1,2	2,4	.	1,2
Parnassia palustris (fl)	2,2	1,2	.	2,2	1,2	2,2	.	.
Juncus obtusiflorus	2	3,3	1,2	.	.	2,2	4,5	5,4
Sagina nodosa (fl)	+ 2
Pellia Fabbrioniana	+	.	.	2,3	3,3	.	.	.
Schoenus nigricans	+ 2	1,2	.	.
Liparis Loeselii	1,1	1,2
Taraxacum palustre	+ 1	1,2	.	.
Blismus compressus	(+ 2)
Scirpus pauciflorus	1,2
Caractéristiques de l'Ordre (Cavice- talie fuscae)								
Hydrocotyle vulgaris	2,2	3,2	3,2	.	1,2	2,2	4,2	3,3
Lythrum salicaria	.	2	.	1,2	1,2 ⁰	1,2	2,2	1,2
Galium palustre	2,2	2	2,2	.	1,2	1,3	.	1,2
Lysimachia vulgaris	1,1	1,2	.	.	.	1,2	.	.
Campylium stellatum	3,3	1,4	.	3,3	3,3	.	.	.
Campylium polygamum	2,1	.	.	1,3	1,3	.	.	.
Carex Goodenoughii	1,2	.	.	.	1,2	.	.	.
Cirsium palustre	.	.	.	+
Pulicaria dysenterica	.	.	.	+	.	+	.	.
Ophioglossum vulgatum
Caractéristiques de la Classe (Sphagneto-Cavice- tea fuscae)								
Bryum pseudotriquetrum	1,2	+ 2	.	2,2	2,2	.	.	.
Galium uliginosum	.	+ 2	.	.	.	1,2	.	.
Anagallis tenella	+ 2	2,3	.	.
Carex panicea	+ 2	.	.	2	.	+ 2	.	+ 2
Eriophorum polystachium	+ 2
Molinia caerulea	1,3	.	.

TABLEAU I (Suite)

Dt									
H.-L.	Salix repens f. arenaria	3.4	2.3	3.3	3.3 ⁰	3.3 ⁰	2.2 ⁰	3.2	2.2
»	Rubus caesius	.	.	1.2	+	.	+	.	.
	Hippophaes rhamnoides	1.1 ⁰	.	2.2	1.1	1.1	.	.	.
Mol.	Calamagrostis epigeios	2.2	4.2	4.4	.	+	4.2 ⁰	2.2	2.2
d ensablement ou di									
Nan.	Carex Oederi	1.2	.	.	2.2	3.2	.	.	.
»	Centaurium vulgare (fl)	.	.	.	+	+	.	.	.
»	Blackstonia perfoliata (fl)	.	.	.	+	1.1	.	.	.
»	Samolus Valerandi (fl)	.	.	.	+	1.2	.	.	.
»	Plantago major f. intermedia	.	.	.	1.1	1.1	.	.	.
»	Gnaphalium luteo-album(fl)	.	.	.	1.2	1.2	.	.	.
	Epilobium roseum	.	.	.	1.1	+	.	.	.
	Ranunculus flammula	.	.	.	1.2	1.2	.	.	.
	Erigeron acris	.	.	.	+
	Euphrasia stricta	.	.	.	+	+	.	.	.
Compagnes									
	Agrostis alba fo.	1.2	1.2	.	1.2	1.2	1.2	2.2	1.2
	Mentha aquatica	1.1	+	.	+	+	1.2	2.2	1.2
	Carex glauca	1.3	.	.	2.2	2.2	1.2	.	.
	Calliergonella cuspidata	1.2	.	4.4	1.2	2.3	2.2	.	1.3
	Scleropodium purum	.	.	2.3	.	.	1.2	.	.
	Orchis sp.	+	+	.	.	.	1.2	.	.
	Potentilla erecta	1.2	.	.
	Festuca rubra v. arenaria	1.2	.	.

La Panne, 12-14 oct. 1946 ; surface relevée : 25m².

Relevés 1-3 : zonation autour d'une panne circulaire près du bois d'Aulnes ; du plus humide au plus sec ; bulbes de *Liparis* dans les mousses ; (fl) indique les espèces trouvées en fleurs malgré la saison avancée.

Sol : A₀ : 7 cm tourbe brune.

A₁ : 10 cm sable très humifère.

C : sable blanc très humide, riche en CaCO₃.

- » 4-5 : panne du Camp des Romains, avec début d'ensablement. Sol : 2 cm sable blanc calcaire ; puis en-dessous 7 cm de tourbe et sable noir humifère, puis sable gris clair humide.
- » 6 : panne au S. de la « Dune blanche », partiellement envahie par celle-ci ; plus sèche que les précédentes ; A₀ : 7 cm de tourbe ou humus.
- » 7 : fond humide au pied d'une dune, près du bois d'Aulnes.
- » 8 : dépression humide au pied de la barrière interne de dunes ; « Juncetum » moussu, précédé là où le sol est plus humide d'un groupement où dominent *Carex trinervis* et *Eleocharis palustris*, suivi où le sol est plus sec d'un groupement à *Calamagrostis* et *Calliergonella*.

cinale composée de *Chrysohypnum* et *Drepanocladus* ; la Cypéracée dominante est *Carex trinervis* tandis que *Carex Oederi* sensu stricto est assez abondant.

Le choix de *Carex trinervis* pour caractériser le groupement est d'ordre purement local. Sur le littoral belge (MASSART 1907, HOQUETTE 1927) et sur le littoral français des environs de Dunkerque (HOQUETTE 1927), *Carex trinervis* est presque uniquement localisé aux pannes humides à sol riche en calcaire. Plus au Nord, en Hollande, où les endroits décalcifiés sont fréquents, l'espèce semble indifférente au pH, et peut aussi peupler des sols assez secs ; elle n'a donc pas là de valeur caractéristique ; les données de la littérature montrent d'ailleurs qu'elle n'est pas des plus fréquente dans les groupements du Schoenion qui peuplent les pannes humides de la côte hollandaise, où l'on observe souvent un vrai Schoenetum (*Schoenetum nigriscantis metuo-nense* WESTHOFF 1943).

Pour la région qui nous occupe, MASSART et HOQUETTE n'ont pas suffisamment insisté sur l'abondance de *Carex trinervis* dans les pannes humides.

L'association à *Carex trinervis* possède de nombreux éléments du Schoenion et des Caricetalia fuscae. L'absence totale d'éléments vrais des Arrhenatheretea dans des endroits séparés des champs cultivés par la barrière des dunes est un argument contre l'intégration du Schoenion à la classe des « Moliniëto-Arrhenatheretea » (TUXEN 1937, BRAUN-BLANQUET et TUXEN 1943) et pour le rattachement de cette alliance aux Caricetalia fuscae (DUVIGNEAUD 1943, WESTHOFF etc... 1946).

L'association possède probablement un nombre assez élevé de caractéristiques locales, que le petit nombre de relevés effectués et la saison avancée ne nous ont pas permis de détecter, mais que MASSART (1907) a signalées comme exclusives des pannes humides ; par exemple : *Listera ovata*, *Orchis Morio*, *Anacamptis pyramidalis*, *Scirpus holoschænus*, *Teucrium scordium*, *Monotropa hypopitys*, *Primula officinalis*, *Gentiana amarella* etc..., ou encore *Orchis palustris*, *Orchis praetermissa* *Ophrys aranifera*, etc... signalés par divers auteurs.

Il faut probablement considérer comme une caractéristique vraie *Gentiana uliginosa* WILLD., qui est fréquente tout le long de la côte belge, mais a été confondue jusqu'ici avec *Gentiana amarella* L., et est de ce fait nouvelle pour la flore belge. *G. amarella* existe aussi dans les mêmes stations du littoral belge sous sa sous-espèce *axillaris* (F. W. SCHMIDT) SCHINZ et THELL. ; je ne l'ai pas rencontrée dans les pannes de La Panne.

b. Des individus typiques de l'Association sont très rares dans les dunes de La Panne ; il est certain qu'on traverse actuellement une période d'ensablement ; le sable amené par le vent recouvre peu à peu la strate muscinale ; *Drepanocladus aduncus* régresse rapidement ; ce sont les *Chrysohypnum* qui résistent le plus longtemps ; on met leur thalle à jour en grattant la pellicule de sable qui couvre le sol ; sur cette pellicule de sable plus ou moins humide, on observe un développement assez abondant d'espèces du Nanocyperion ; une des associations de cette alliance, le *Centauriëto-Saginetum* (voir plus loin) tend à se superposer à l'association à *Carex trinervis* (variante représentée par les relevés 4 et 5 du tableau I).

Le relevé 6 montre un stade terminal de l'association plus ou moins fixé par le fauchage ; la strate herbacée est très drue, *Calamagrostis* court et stérile ; la strate muscinale a presque entièrement disparu.

c. **Sous-association à *Juncus obtusiflorus*.** (relevés 7 et 8, tabl. I).

Au cours du développement de l'Association à *Carex trinervis*, un jonc extrêmement social, *Juncus obtusiflorus*, prend progressivement le dessus sur les autres espèces de la strate herbacée ; il constitue bientôt un « Juncetum » extrêmement dense et très moussu, très appauvri en espèces ; ce « Juncetum » possède une strate muscinale à *Drepanocladus* très développée, et est de ce fait encore turfigène.

C'est la raison pour laquelle on doit le rattacher au *Schoenion*. J'ai préféré le considérer comme une sous-association de l'association à *Carex trinervis* et *Drepanocladus*, plutôt que comme un *Juncetum obtusiflori* distinct.

d. Dans la suite du développement, tandis que les Juncs deviennent plus serrés, et que *Calamagrostis epigeios* tend à s'accroître, la lumière qui parvient aux strates inférieures devient plus faible ; les espèces du *Schoenion*, toutes sciafuges, disparaissent ; *Drepanocladus* régresse au profit de *Calliergonella cuspidata* ; cette Mousse voit bientôt ses gazonnements se réduire à de petites touffes isolées qui voisinent avec celles d'une espèce spécialement sciaphile, *Brachythecium rutabulum*. On est ainsi passé d'un groupement turfigène (*Schoenion*) à un autre qui n'est plus que turficole (*Molinion*).

3. **Association à *Calamagrostis epigeios* et *Juncus obtusiflorus*** 1). (All. : *Molinion*) (tabl. II).

C'est le mieux individualisé des groupements herbeux de l'hydrosère. Il se caractérise par une strate supérieure élevée (± 90 cm) et très dense de *Calamagrostis* et de *Juncus*, qui ne laisse guère de possibilités de développement aux espèces de taille plus petite qui composent l'association précédente. C'est un groupement turficole eutrophe, qui appartient très nettement au *Molinion*, dont les grandes espèces (*Lythrum*, *Lysimachia vulgaris*...) sont parmi celles qui peuvent le mieux se développer. La strate muscinale est nulle ou réduite à quelques touffes de quelques espèces humicoles et sciaphiles. La proportion de *Juncus* et de *Calamagrostis* est variable, et on observe toutes les transitions entre des peuplements presque purs de chacune des deux espèces. Il arrive que les peuplements denses de *Juncus* (2) s'effondrent à l'automne, recouvrant le sol d'un tapis épais de chaumes, qu'arrivent seulement à percer quelques plantes qui ont résisté à l'écrasement : *Cirsium arvense*, *Urtica dioica* (qui développe des stolons sur la surface de la masse de chau-

(1) Syn. : Association à *Calamagrostis epigeios* HOQUETTE 1927 pro max. parte.

(2) Il est curieux que ces peuplements aient échappé à MASSART, qui ne mentionne pas *Juncus obtusiflorus* dans la région littorale ; MASSART considère toutefois *J. acutiflorus* comme rare dans les pannes humides ; il a très probablement confondu les deux espèces, *J. acutiflorus* n'existant pas dans le district maritime (cf. Prodrôme III, 149).

TABLEAU II. — CALAMAGROSTIDETO-JUNCETUM OBFUSIFLORI.

	1	2	3	4	5	6
Dominantes et car. locales						
Juncus obtusiflorus	5.5	5.3	4.3	4.3	3.2	1.1
Calamagrostis epigeios	2.2	3.3	4.4	4.4	5.4	5.5
Festuca arundinacea var.	.	1.2	1.2	.	1.2	1.2
Car. de l'Alliance (Molinion)						
Lysimachia vulgaris	2.2	2.2	2.2	3.2	2.2	2.2
Lythrum salicaria	1.2	1.2	2.2	.	.	2.2
Juncus glaucus	1.2	1.2	.	.	1.2	.
Molinia caerulea	.	1.2
Ophioglossum vulgatum	.	.	1.2	.	1.2	.
Car. de l'Ordre (Caricetalia fuscae)						
Hydrocotyle vulgaris	1.2 ⁰	2.2	2.2	2.2 ⁰	1.2	.
Cirsium palustre	2.2	2.2	1.2 ⁰	1.2	3.2	.
Galium palustre	+	1.2	.	.	1.2	1.2
Equisetum palustre	.	.	.	1.2	.	.
Parnassia palustris	.	1.2
Drepanocladus aduncus	1.2	.
Car. de la Classe (Sphagneto-Caricetea)						
Galium uliginosum	+	1.2	1.2	0	.	.
Carex panicea	.	+	+	.	+	.
Anagallis tenella	.	1.2
Dt						
Salix repens f. arenaria	1.1	1.1	.	1.2	1.1	.
Rubus caesius	1.2	1.2	.	.	1.1	.
Hippophae rhamnoides	.	+	1.1	.	.	1.1
Compagnes						
Agrostis alba	.	1.2	2.2 ⁰	1.2	1.2	1.2
Ranunculus repens	1.2	1.2	1.2	+	.	1.2
Calliergonella cuspidata	1.3	2.3	.	1.3	2.2	.
Brachythecium rutabulum f.)	.	1.3	1.2	1.2	.	1.2 ⁰
Urtica dioica	2.2	1.2
Cirsium arvense	1.2	.	1.2	.	1.1	.
Mentha aquatica	.	1.2	.	1.2	1.1	.
Vicia cracca	.	+	+	.	+	.
Potentilla reptans	.	1.2	1.2	1.2 ⁰	.	.
Holcus lanatus	1.2	2.2
Iris pseudacorus	1.2	.	.	.	2	.
Potentilla anserina	+	+
Potentilla erecta	.	+
Lysimachia nummularia	.	.	.	1.2	.	.
Carex riparia	3.3	.
Phragmites vulgaris	1.2 ⁰
Symphytum officinale	.	+
Rumex acetosa	.	.	+	.	.	.

La Panne, 12-14 oct. 1946 ; surface relevée 25 m².

6 relevés pris au Sud de la « Dune blanche », à des endroits s'échelonnant entre le village de La Panne et la frontière française.

Hauteur de la végétation : 60 à 90 cm ; recouvrement 100%.

Sol : 6 à 10 cm de tourbe noire sur 10 à 20 cm de sable noir humifère.

C = sable clair, riche en CaCO₃. pH ± 7,5.

mes) (relevé 1). On peut expliquer la présence de telles espèces à caractère rudéral nitrophile par l'abondance d'excréments d'oiseaux.

Le groupement ne possède pas à proprement parler d'espèces caractéristiques ; mais *Juncus* et *Calamagrostis* y atteignent leur maximum de développement et créent une formation d'herbes hautes à aspect très particulier. J'ai considéré comme caractéristique locale une variété de *Festuca arundinacea*, qui n'est pas la var. *mediterranea* signalée à plusieurs reprises dans les pannes par divers auteurs (voir HOQUETTE 1927) ; il s'agit plutôt de la var. *strictior* (HACKEL) ROUY et FOUCAULT ; elle présente en effet les caractéristiques suivantes : feuilles étroites enroulées par la dessiccation ; panicule 15 à 20 cm, contractée après l'anthèse ; glumelles mucronées, non aristées comme dans la var. *mediterranea*.

4. L'existence des groupements herbeux est passagère ; les arbustes des dunes finissent par prendre le dessus et constituer des broussailles épineuses à *Salix repens* et *Hippophaes*. Comme il s'agit ici de fonds humides et tourbeux, l'*Hippo-phaeto-Ligustretum* formé est un peu différent de celui de la xérosère ; *Hydrocotyle* s'y maintient et s'y développe souvent sous une forme géante ; les espèces du Schoenion et du Molinion y sont fréquentes ; *Eupatorium cannabinum* y constitue localement un facies.

Cette variante humide sur tourbe de l'Hippophaeto-Ligustretum correspond quelque peu à ce que MELZER (1941) a décrit comme *sous-association à Eupatorium cannabinum et Pulicaria dysenterica*. Toutefois, on note, dans les relevés de MELZER, l'absence ou la rareté des espèces qui, à la Panne, sont les plus fréquentes : *Hydrocotyle*, *Calamagrostis epigeios*, *Parnassia*, *Epipactis palustris*. Je préfère considérer la variante en question comme différente de celle de MELZER, et l'appeler *sous-association à Hydrocotyle vulgaris*. En voici d'ailleurs 2 relevés ; surface 25 m² ; sol : 10 cm de tourbe, puis 10 cm sable noirâtre humifère, puis sable blanc ; pH : 7,5 ; Ca CO₃ abondant :

Hippophaes rhamnoides	5.5	5.5	Calamagrostis epigeios	1.2	4.3
Salix repens f. arenaria	2.2	2.2	Epipactis palustris	2.2	+ .2
Pirola rotundifolia	1.2	.	Hydrocotyle vulgaris	1.2	3.2
Viola hirta	+ .2	.	Parnassia palustris	1 ⁰	2.3
Epipactis latifolia	+ .2	+ .2	Galium palustre	1.2	+ .2
Agrostis vulgaris	.	1.2	Galium uliginosum	1.2	.
Rubus caesius	1.2	+ .2	Eupatorium cannabinum (1)	2.2	.
Camptothecium lutescens	.	+ .2	Lycopus europaeus	.	2.2
Leontodon autumnale	+ ⁰	.	Cirsium palustre	+	.
Mentha aquatica	+ ⁰	.	Lythrum salicaria	+ ⁰	.

5. Je n'ai pas observé de tendance à la formation d'un stade forestier ultérieur ; il n'y a pas de développement d'essences ligneuses. Les groupements de l'hydro-

(1) Très local.

sère peuvent cependant être plantés d'*Alnus glutinosa*, qui constitue localement ainsi des Aulnaies artificielles.

6. Groupements dérivés.

a. A côté du Calamagrostideto-Juncetum, formation d'herbes hautes bien caractérisée, on observe dans les pannes humides situées près du village des groupements turficoles d'« herbes basses », qui sont manifestement apparentés à l'alliance du Molinion, mais dont la composition hétérogène semble indiquer qu'ils ont été soumis à une action humaine plus ou moins poussée (fauchage, animaux domestiques) ; ces groupements, qui sont assez riches en espèces de l'Ordre anthropogène des Arrhenatheretalia, peuvent aussi contenir, suivant l'endroit, des espèces de la xérosère et des espèces plus ou moins halophiles. En voici un relevé : fond d'une panne au pied des fortifications allemandes ; pré à Festuca ; 25 m² ; sol : 10 cm de tourbe décalcifiée sur sable humide, riche en CaCO₃ à pH 8,2).

4.3 Festuca rubra subv.
arenaria

2.2 Agrostis alba

2.2 Holcus lanatus

3.2 Centaurium umbellatum

2.2 Carex glauca

2.2 Poa pratensis

2.2 Climacium dendroides

2.2 Scleropodium purum

Espèces des Arrhenatheretalia

1.2 Anthoxanthum odoratum

2.2 Trifolium repens

1.2 Ranunculus acris

+ 2.2 Bellis perennis

+ 1. Rumex crispus

Espèces des Caricetalia fuscae

(incl. Molinion)

1.3 Parnassia palustris

1.1 Lythrum salicaria

1.2 Hydrocotyle vulgaris

1.2 Sagina nodosa

1.1 Juncus glaucus

+ Pulicaria dysenterica

+ 2.2 Pellia Fabbroiana

+ Cirsium palustre

Espèces du Bromion

1.2 Ononis repens ssp. maritima

+ 2. Cerastium semidecandrum

± halophiles

+ 2. Plantago coronopus

+ Euphorbia paralias

Autres espèces

1.2 Calamagrostis epigeios

1.2 Potentilla anserina

1.1 Polygala vulgaris

1.3 Epilobium roseum

1.2 Juncus lamprocarpus

2.2 Festuca capillata

1.2 Senecio Jacobaea

2.2 Lotus corniculatus v. crassifolius

1.2 Plantago lanceolata

1.2 Leontodon hispidus

+ Achillea millefolium

1.2 Gallium verum var. littorale

1.2 Brunella vulgaris

1.2 Mentha aquatica

+ 2. Luzula campestris

+ Linum catharticum

+ 2. Calliergonella cuspidata

Stades terminaux

1.2 Hippophaes rhamnoides

1.2 Salix repens f. arenaria

b. Centauriето-Saginetum moniliformis D, S, et W 1940.

Pour camoufler leurs ouvrages de défense, et pour fixer le sable aux alentours, les Allemands ont étrepé par places le fond des pannes humides, enlevant la végétation et la partie tourbeuse du sol. Ainsi le sable humide des pannes a été mis à nu sur des surfaces importantes. L'association pionnière qui s'y développe est un groupement du Nanocyperion, le *Centauriето-Saginetum moniliformis* décrit déjà des îles frisonnes par DIEMONT, SISSINGH et WESTHOFF (1940).

Voici un relevé de ce groupement, pris dans une panne étrepée qui s'est déjà plus ou moins ensablée ; sable modérément humide :

<i>Car. de l'Association</i>	<i>Compagnes</i>
1.2 Sagina nodosa f. moniliformis MEYER	+ .1 Samolus Valerandi
2.2 Centaurium vulgare	1.2 Salix repens f. arenaria
+ Blackstonia perfoliata (1)	2.2 Bryum pendulum
<i>Car. du Nanocyperion</i>	1.2 Juncus articulatus fo.
+ .1 Juncus bufonius	1.2° Parnassia palustris
1.2 Plantago major f. intermedia	+ .2° Hydrocotyle vulgaris
1.2 Carex Oederi	1.2 Carex trinervis
+ .1 Gnaphalium luteoalbum	
+ .2 Centaurium pulchellum	

Sur le sable plus nettement humide, *Samolus* est beaucoup plus abondant.

Le noyau d'espèces caractéristiques de cette association se retrouve dans l'association tourbeuse du Schœnion envahie par le sable ; dans ce cas, il constitue une sous-association spéciale (relevés 4 et 5, Tabl. I) qui semble indiquer le passage vers la xérosère, vers laquelle la végétation évolue au fur et à mesure de l'ensablement.

On peut considérer le *Centauriето-Saginetum* comme le groupement initial de l'hydrosère, dans certains cas correspondant à un niveau de la nappe aquifère moins élevé que dans le cas de l'Association à *Eleocharis*.

Origine de la végétation des pannes.

Quelle est l'origine de ces associations des pannes, tourbières alcalines du Schœnion, prés humides turfcôles du Molinion ?

Il convient tout d'abord de relever l'opinion suivante de MASSART (1908 p. 504) : « Les pannes sèches et les pannes humides sont également assez peu caractéristiques. Cinq de leurs plantes seulement sont spéciales aux littoraux : *Carex trinervis*, *Juncus maritimus*, *Thesium humifusum*, *Erythraea linariifolia*, *Gentiana Amarella*. C'est d'ailleurs dans les bosquets et les pannes que les conditions d'existence se rapprochent le plus de celles qui existent dans les fonds humides des Flandres et de la Campine ».

(1) On trouvera probablement aussi, en cherchant bien, *Blackstonia serotina* BECK., qui existe en Hollande un peu au-delà de la frontière belge.

Ce qui est peut-être vrai pour les espèces considérées isolément, ne l'est pas du tout pour les groupements végétaux. L'association à *Carex trinervis* et *Drepanocladus aduncus* et celle à *Calamagrostis epigeios* et *Juncus obtusiflorus*, décrites ci-dessus, l'Anthyllideto-Silenetum DE LEEUW et l'Acrocladieto-Salicetum BR. BL., et DE LEEUW, sont des groupements absolument particuliers aux dunes littorales, inconnus aujourd'hui à l'intérieur des terres.

Après que les glaciers du Wurm se furent retirés vers le Nord, un vaste système de tourbières se forma dans la plaine flamande sur les sables qu'avait déposés la mer flandrienne. Ces tourbières, qui étaient soit des tourbières acides à Sphaignes soit des tourbières méso ou eutrophes à Hypnacées (1), furent recouvertes de sédiments par les invasions marines du début de notre ère. Il est probable (comme l'admet HOQUETTE), que les groupements actuels des pannes humides soient des reliques des antiques tourbières à Hypnacées et Cypéracées, dont la végétation put se conserver en partie dans les dunes, qui ne cessèrent de former un cordon littoral.

Faut-il avoir recours à des arguments d'ordre préhistorique ou historique pour expliquer le fait qu'on trouve de nos jours dans les pannes des espèces circumboréales comme *Herminium*, *Liparis*, *Gentiana uliginosa*, etc... ou même arctico-alpines comme *Equisetum variegatum*, voisinant avec des espèces à caractère plus ou moins méditerranéen comme *Blackstonia perfoliata*, *Scirpus Holoschoenus*, *Anacamptis pyramidalis*, *Orchis palustris*, *Ranunculus bulbosus* var. *valdepubens* ? Les premières sont-elles des reliques d'une flore boréale aujourd'hui disparue, et les secondes les témoins d'un adoucissement du climat ? (opinion de HOQUETTE 1927).

Bien qu'il n'y ait rien d'impossible à cela, certains faits montrent aujourd'hui qu'on peut attribuer à ces éléments spéciaux des pannes littorales une origine récente.

Il y a d'abord le cas de *Loroglossum hircinum* (DE LANGHE 1944). Jusqu'en 1921, cette orchidée n'avait pas été signalée à la côte belge. Or, ce n'est certainement pas une plante qui peut passer inaperçue, et d'autre part, la région a été explorée à fond depuis le siècle dernier par CREPIN et ses successeurs ; on doit donc admettre que jusqu'en 1921, *Loroglossum* n'existait pas à la côte belge. En 1921, un individu de cette espèce est découvert par MARTENS entre Oostduynkerke et Coxyde.

En 1922, DE LANGHE en découvre une station de 30 pieds à Knocke, et bientôt on en signale une demi-douzaine de nouvelles stations échelonnées tout le long de la côte, et parfois très riches (200 pieds entre Breedene et Coq-sur-Mer.)

Voilà donc un exemple d'immigration récente d'une espèce à caractère méditerranéen.

Il y a surtout l'exemple de la Tête de Flandre, à Anvers. Depuis environ 40 ans, des sables provenant des dragages de l'Escaut sont déversés à la Tête de Flandre, (Anvers, rive gauche) pour y combler l'ancien polder Borgerweert. Ce sont des sables pliocènes très calcaireux (limoneux) et souvent glauconifères. De cette façon

(1) MASSART a trouvé dans la tourbe fossile à Caeskerke et Ramskapelle *Drepanocladus aduncus* et *Calliergonella cuspidata* en compagnie de *Salix repens*.

s'est constitué un terrain vierge très fertile, qui rappelle par son aspect moutonné les dunes littorales ; les dépressions y sont fraîches, ou nettement humides, et constituent un milieu comparable à celui des pannes ; en moins de 40 ans s'est établie une végétation qui présente de fortes analogies avec le Schoenion du littoral, encore qu'ici la strate herbacée dominante soit constituée par les espèces du Magnocaricion (*Carex disticha*, *C. gracilis*, *C. nemorosa*, *Phragmites*) ; *Salix repens* est en grande partie remplacée par *Salix cinerea* ; la strate inférieure est composée de tapis de *Drepanocladus aduncus* et *Calliergonella cuspidata*, tout semés d'*Orchis*, *Liparis* et *Epipactis palustris* ; les espèces sociales du Schoenion (*Schaenus nigricans*, *Juncus obtusiflorus*, *Carex trinervis*) manquent, mais *Calamagrostis epigeios* et *Juncus glaucus* dominant localement. On y trouve une bonne proportion des éléments géographiques intéressants des associations du littoral, et notamment *Equisetum variegatum* ; on y a trouvé l'orchidée méditerranéenne *Ophrys apifera*. (VANDEN BERGHEN 1943).

. On voit donc qu'une végétation assez semblable à celle des pannes peut s'établir *actuellement* à proximité de la zone littorale, là où le milieu est favorable à son existence. Les éléments caractéristiques communs à cette végétation et à celle des pannes littorales sont en ordre principal des espèces anémochores à diaspores minuscules (Orchidées, *Equisetum*, *Drepanocladus*), susceptibles d'être disséminées à longue distance.

En ce qui concerne les pannes littorales elles-mêmes, on peut considérer que leur végétation est composée d'éléments autochtones (les espèces dominantes des associations des pannes humides sont des reliques des antiques tourbières de la plaine flamande) et d'éléments étrangers (à caractère circumboréal ou méditerranéen principalement) qui ne sont pas nécessairement des reliques ; ceux-ci peuvent être d'immigration plus ou moins récente, vu leurs moyens actifs d'établissement et de propagation : les uns, à diaspores légères (Orchidées, Pyrolacées, Equisetacées, Bryophytes, Lichens...) peuvent être amenés de très loin par le vent (notamment, les Orchidées méditerranéennes ou nordiques trouvent dans les groupements tourbeux riches en Orchidées autochtones, les conditions de milieu et les champignons symbiotiques favorables à leur développement) ; les autres, à diaspores plus lourdes, se propagent de proche en proche le long du littoral, qui leur offre, de la Norvège à la Bretagne, une chaîne de stations favorables à maillons suffisamment rapprochés pour leur permettre de pérégriner le long des côtes en sautant de l'un à l'autre. Les possibilités de chaque espèce sont bien entendu limitées par son aire de dispersion.

CONCLUSIONS.

Lors d'une excursion effectuée en octobre 1946 dans la région de dunes située entre La Panne et la frontière française, j'ai pu constater qu'au point de vue botanique, la plus grande partie de ce site a bien résisté à la guerre, malgré la transformation des dunes côtières en un chaos apocalyptique de béton et de fer. La végé-

tation des pannes est intacte (de même d'ailleurs que celle de nombreuses dunes) ; les principaux groupements végétaux qui la composent sont décrits succinctement ci-dessus ; certains d'entre eux constituent des associations nouvelles, qu'il serait intéressant de rechercher dans les territoires avoisinants.

Quoi qu'il en soit, le site de la Panne présente encore un réel intérêt scientifique, et il serait utile de veiller à ce que la protection dont il a été l'objet jusqu'ici continue à s'exercer d'une manière efficace.

Bruxelles,
Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique.

LITTÉRATURE

1. BRAUN-BLANQUET J. et DE LEEUW W. C. — *Ned. Kr. Arch.* 46, 1936, 359.
2. BRAUN-BLANQUET J. et TÜXEN, R. — *Comm. S.I.G.M.A.* n° 84, Montpellier 1943.
3. DE LANGHE M. J. E. — *B. S. R. Bot. Belg.* 76, 1944, 20.
4. DE LEEUW W. C. apud BRAUN-BLANQUET J. et MOOR, M. — *Prodromus der Pflanzengesellschaften*, fasc. 5, 1938, 51.
5. DIEMONT W. H., SISSINGH G. et WESTHOFF, V. — *Ned. Kr. Arch.* 50, 1940, 215.
6. DUVIGNEAUD P. — *B. S. R. Bot. Belg.* 75, 1943, 29.
7. HOQUETTE, M. — *Arch. de Bot.* I, Mém. 4, 1927.
8. MARTENS, P. — *B. S. R. Bot. Belg.*, 59, 1926-27, 86.
9. MASSART, J. — *Rec. Inst. Bot. Leo Errera*, 7, 1908, 167.
10. MELZER, J. — *Ned. Kr. Arch.* 51, 1941, 385.
11. PONCELET, L. — *Sur l'étude du climat en Belgique*. Inst. R. Météor. Belg. Miscell. fasc. XXV, 1946.
12. RAHIR, E. — *Dunes et Bois de La Panne*. Parc National, Bruxelles, 1932.
13. TÜXEN, R. — *Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands*. Hannover 1937.
14. VANDEN BERGHEM, C. — *Bull. Naturalistes belges*, 24, 1943, 122.
15. WEEVERS, TH. — *Ned. Kr. Arch.* 50, 1940, 285.
16. WESTHOFF V., DIJK J. W., PASSCHIER H. et SISSINGH G. — *Overzicht der Planten Gemeenschappen in Nederland*, Amsterdam 1946.

ETUDES SUR LE GENRE *USNEA*

I. REMARQUES SUR LE CHIMISME DES *USNEA* DE L'EUROPE OCCIDENTALE

par **Paul DUVIGNEAUD**

Associé du F. N. R. S.

INTRODUCTION.

1. Le chimisme des espèces du genre *Usnea* est mal connu. Il est curieux de constater que ces Lichens, dont le thalle chevelu fournit une matière première abondante, livrant à l'extraction des produits abondants et variés, n'ont été étudiés que sporadiquement et d'une manière peu poussée par les phytochimistes.

2. Jusqu'à ces dernières années, la systématique des Usnées n'était d'ailleurs guère mieux connue que leur biochimie. La plupart des botanistes se retranchaient derrière des expressions comme *Usnea barbata*, *U. plicata* *U. articulata*, qui en réalité correspondent plutôt à des sections de genre qu'à des espèces. Les phytochimistes ont donc le plus souvent travaillé sur des mélanges d'espèces, d'autant plus qu'ils devaient opérer sur des quantités importantes de lichen sec et traiter simultanément de nombreux individus ; leurs résultats sont souvent douteux.

3. Ce n'est que récemment (1936-38) que les espèces véritables du genre ont été reconnues par MOTYKA dans sa Monographie du genre *Usnea*. D'autre part, grâce aux études d'ASAHINA et de son école, la chimie des Lichens a fait au cours des dernières années d'énormes progrès, et la mise au point de méthodes microchimiques a rendu possible l'étude d'individus isolés et l'obtention de résultats non douteux.

4. Le but du présent travail est de rassembler et de compléter les résultats obtenus jusqu'ici sur les principales espèces de nos régions de l'Europe occidentale en fonction des données nouvelles de la systématique.

5. Voici d'après ZOPF (1907) (1), la liste des substances lichéniques trouvées jusqu'à cette date, dans le thalle des *Usnea* de nos régions :

(1) ZOPF, *Flechtenstoffe*, 1907, 423-424.

acides usninique, usnarique, barbatinique, hirtellique, hirtinique, ramalinique, pikrusnidique, plicatique ; usnelline.

Toutes les espèces contiennent de l'acide usninique, et l'acide usnarique est aussi très répandu.

ACIDES LICHÉNIQUES ÉLABORÉS.

I. ACIDE USNINIQUE. Cet acide jaune existe, toujours sous sa forme optique droite, dans toutes les espèces qui ont été étudiées jusqu'ici.

II. IDENTITÉ DE L'ACIDE HIRTELLEQUE ET DE L'ACIDE THAMNOLIQUE (ASAHINA 1938) (2) *Usnea hirta* (L.) WIGG et *U. comosa* (Ach.) RÖHL.

En 1903, ZOPF (3) constata, après épuisement par l'éther bouillant de 186 gr. de *Usnea hirta* fournis par SANDSTEDE, qu'une nouvelle extraction à l'éther de la masse apparemment épuisée et ayant livré 5,5 gr. d'acide usninique et de petites quantités d'acides hirtinique, atranorique et alectorique, fournissait encore de petites quantités d'une substance incolore cristallisant en prismes courts associés en druses ; par purification dans l'alcool, ZOPF obtint des prismes et plaquettes rhombiques à goût doux fondant à 215° et se dissolvant dans une solution de KOH avec développement d'une couleur jaune foncé. ZOPF appela cette nouvelle substance *acide hirtellique*.

L'année suivante, ZOPF (4) faisant l'étude de 60 gr. de *Usnea florida* (L.) également procurés par SANDSTEDE, y retrouva l'acide hirtellique, dont il put préciser les propriétés : cristaux à extinction oblique ; fusion : 207° ; formation, par action de l'eau de baryte, d'un sel de Ba jaune citron ; si l'on place de petites quantités d'acide hirtellique entre lame et lamelle en présence d'eau de baryte, il se forme bientôt de minuscules plaquettes fusiformes jaunes pouvant s'associer en druses, qui permettent une caractérisation microchimique facile de la substance en question. D'après ZOPF (5), la formule de constitution est $C_{19}H_{18}O_{10}$.

Plus tard, ZOPF (6) dit avoir encore trouvé l'acide hirtellique chez *Usnea dasypoga*.

En 1931, SCHOPF, HEUCK et DUNTZE (7) ont pu refaire l'analyse élémentaire de la préparation originale d'acide hirtellique de ZOPF, et ils ont trouvé $C_{18}H_{16}O_{11}$. C'est la formule de l'*acide thamnolique*. Par l'identité des produits de décomposition, l'identité des deux acides a pu être affirmée. La réaction microchimique avec l'eau de baryte caractérise l'acide thamnolique ; de même la coloration jaune avec KOH. Notons encore que l'acide thamnolique présente des réactions de coloration déterminées avec les amines aromatiques (ASAHINA 1934) (8).

Or, il est évident que ce n'est pas sur *Usnea florida* (L.) que ZOPF a travaillé

(2) *J. Jap. Bot.* 14, 1938, 768.

(3) *Liebigs Ann.* 327, 1903, 327 et 352.

(4) *Liebigs Ann.* 336, 1905, 77.

(5) *Flechtenstoffe*, 1907, 259.

(6) *Flechtenstoffe*, 1907, 423.

(7) *Liebigs Ann.*, 491, 1931, 250.

(8) *Acta Phytochimica Tokyo* 8, 1934, 47.

quand il a isolé son acide hirtellique en quantité suffisante pour en établir la formule et étudier les propriétés ; il a eu soin de décrire les plantes ayant servi à l'extraction : il s'agit d'une variété stérile, densément sorédieuse, à port de *Usnea hirta*, tandis que *Usnea florida* est toujours muni de grandes apothécies et toujours dépourvu de sorédies. D'autre part, l'acide thamnolique n'existe pas chez *U. dasy-poga*, et sa présence chez *U. hirta* est très douteuse (voir plus loin). ZOPF a donc travaillé sur du matériel mal déterminé ou hétérogène. Si on observe les données nouvelles de la systématique des *Usnea*, on constate que l'espèce correspondant d'une part à la description donnée par ZOPF pour *Usnea florida*, et pouvant être confondue d'autre part avec *U. hirta* et *U. dasy-poga*, est *Usnea comosa* (Ach.) RÖHL. Je me suis donc adressé à cette espèce, et j'ai fait l'étude microchimique d'échantillons de la sous-espèce *similis* Mot., qui est fréquente en Haute Belgique ; les échantillons étudiés, récoltés sur des chênes, provenaient de Sourbrodt, Champlon et Saint-Hubert (Ardennes) et (hâtillon (Gaume). L'espèce présente, sur les sorédies et la médulle, une réaction jaune orange de la p. phénylènediamine, et une réaction jaune de KOH. L'extrait acétonique à froid abandonne par évaporation un résidu jaunâtre composé de grands cristaux jaunes, polymorphes, d'acide usninique, et d'oursins compacts composés de bâtonnets ou plaquettes incolores ; cet extrait se colore en jaune vif par KOH, sans formation de cristaux ; traité par l'eau de baryte, il forme en abondance des plaquettes fusiformes jaune pâle souvent agglomérées en druses ; chauffé légèrement avec une solution d'aniline dans un mélange de glycérine et d'alcool (liqu. G. A. A. n.) il forme bientôt, après un dégagement gazeux, les rosettes et druses de grosses aiguilles incolores acérées, qui caractérisent l'anile de l'acide decarboxythamnolique ; avec l'o. toluidine, l'extrait acétonique donne, après coloration jaune vif, de fines trichites brunes associées en rosettes irrégulières. Toutes ces propriétés sont celles de l'acide thamnolique. En conséquence, *Usnea comosa* contient de l'acide usninique et de l'acide thamnolique, et il n'y a guère de doute que c'est cette espèce qui a fourni à ZOPF la matière première pour l'étude de son acide « hirtellique ».

Une question plus embrouillée est celle du chimisme de *Usnea hirta*. ZOPF y a trouvé (voir plus haut) de l'acide usninique (3%), et de faibles quantités des acides hirtinique, atranorique, alectorique et hirtellique (= thamnolique). Remarquons d'abord que ces trois dernières substances se colorent en jaune vif par la potasse, et que les deux dernières ont une réaction P + et un goût amer. Or, *Usnea hirta* est caractérisé par les réactions K- et P-, et a un goût doux. J'ai fait l'étude microchimique de trois échantillons de *U. hirta*, l'un récolté par SANDSTEDE près d'Oldenburg (K E n° 1052) et les deux autres récoltés en Campine par GILTAY ; les résultats concordent entièrement : l'extrait acétonique à froid, cristallisé dans le liquide G E, forme à côté de nombreux cristaux jaunes d'acide usninique, des arborescences incolores groupées en rosettes plus ou moins effuses, composées d'aiguilles courbes minuscules et peu nettes ; l'action de l'eau de baryte est négative ; l'o. toluidine et l'aniline ne donnent rien ; KOH développe une coloration jaune très pâle, et bientôt se forment de grandes plaquettes rhombiques ou hexagonales in-

colores. L'extrait benzénique, ou l'extrait acétonique à chaud, fournissent les mêmes résultats. En conséquence, *Usnea hirta* (L.) Wigg. em. Mot. contient de l'**acide usninique** et d'autres substances non fixées (dont l'**acide hirtinique**, auquel correspondent peut-être les arborescences subeffuses dans le liquide G E), mais ne contient pas de substance amère ou à réaction positive de KOH ou de P, comme l'atranorine, l'acide thamnolique, ou l'acide alectorique. ZOPF a dû analyser un mélange d'espèces, probablement d'*U. hirta* et *comosa*.

III. L'ACIDE THAMNOLIQUE CHEZ *Usnea florida* (L.) Wigg.

Nous avons vu que ZOPF, qui avait signalé l'acide hirtellique = thamnolique chez *Usnea florida*, avait en réalité eu affaire à *U. comosa*. ASAHINA (9) a constaté qu'il n'y a pas d'acide thamnolique dans les individus japonais de *U. florida* ; mais pour МОТУКА (10), *U. florida* n'existe pas au Japon ; la remarque d'ASAHINA doit s'appliquer à une autre espèce.

Les échantillons européens présentent des réactions peu nettes de KOH et de P. En général, l'action de KOH est négative sur la médulle des rameaux, mais plus ou moins positive jaune sur les ramules et sur la médulle de l'excipulum. Il en est de même de la réaction orangée de P, qui est de plus presque toujours très nette sur la surface blanchâtre du disque des apothécies.

J'ai étudié microchimiquement des échantillons provenant de Neuwillers, Marbehan, et Châtillon ; l'extrait acétonique à froid fournit de l'acide usninique ; l'extrait à chaud en tube d'ASAHINA laisse un résidu abondant, qui se colore en jaune pâle par KOH, et en jaune vif par l'aniline et l'o. toluidine. Ces colorations indiquent la présence d'un depside, mais comme elles ne sont pas suivies de la cristallisation d'une anile de forme particulière, on doit en déduire que le depside en question est en quantité très faible.

J'ai donc employé des quantités plus grandes de Lichen : 11 gr. d'*Usnea florida*, de Neuwillers, ont été extraits au Soxhlet par l'éther pendant 24 heures ; de cette façon, tous les depsides ont été extraits, car un traitement ultérieur à l'acétone n'a plus donné qu'un faible résidu résineux brunâtre, exempt de corps cristallisables. L'éther a été évaporé à sec, et le résidu cristallin jaunâtre traité par quelques centimètres cubes de chloroforme ; ainsi, tout l'acide usninique a été dissout, et recristallisé après filtration par adjonction d'alcool (quantité obtenue 0,25 gr.) ; il est resté 0,04 gr. d'une masse grisâtre, qui après purification, a montré toutes les propriétés de l'acide thamnolique. La composition en acides lichéniques du Lichen étudié est donc : acide usninique 2,3%

ac. thamnolique < 0,4%

L'acide thamnolique, qui est toujours présent en petites quantités, peut donc passer inaperçu, ou tout au moins présenter des difficultés de caractérisation, si

(9) *J. Jap. Bot.* 14, 1938, 769.

(10) *Lich. gen. Usnea Stud. monogr.* I, 1936, 236.

l'on n'opère que sur de petits fragments de thalle, ce qui est habituellement le cas.

ZOFF, partant d'une détermination erronée, est néanmoins arrivé à une conclusion exacte.

IV. IDENTITÉ DE L'ACIDE USNARIQUE ET DE L'ACIDE SALAZINIQUE. (DUVIGNEAUD 1945) (11). *Usnea cornuta* KÖRB et *U. dasypoga* (Ach.) RÖHL.

J'ai montré en 1945 que l'acide usnarique, si fréquemment mentionné dans le genre *Usnea*, est identique à l'**acide salazinique**. Cet acide, qui existe chez *U. cornuta* et *U. dasypoga*, y est en quantité si faible (2 à 3‰) que la réaction K + rouge peut passer inaperçue. La réaction P + est en général mieux caractérisée.

V. AUTRES ESPÈCES CONTENANT DE L'ACIDE SALAZINIQUE. *Usnea Wasmuthii* RÄS. et *U. laricina* VAIN.

Cet acide est facilement mis en évidence par les plaquettes fusiformes jaunes de son anile avec l'o. toluidine, et par les aiguilles rouges associées en fagots qui se forment par action de KOH. J'ai pu de cette façon le mettre en évidence chez *Usnea Wasmuthii* RÄS. (échantillons provenant de Neuwillers et Louette Saint-Pierre) et *Usnea laricina* VAIN. (Louette Saint-Pierre). Ces deux espèces ne diffèrent donc pas seulement de *U. comosa* par la forme de leurs sorédies, mais encore par leur chimisme.

VI. L'ACIDE STICTINIQUE CHEZ *Usnea rubicunda* STIRT. ET *U. intexta* STIRT.

Les échantillons étudiés proviennent de Bretagne (Gemene-Penfao, forêt de Haute Sève, bois de Colpo). Quand on traite l'extrait acétonique de ces deux espèces par l'o. toluidine (sol. G.A.OT), on observe la formation de plaquettes hexagonales jaune pâle, qui correspondent à l'anile de l'**acide stictinique**. Chez *Usnea intexta*, la réaction KOH J→R, accompagnée de la formation de microaiguilles rouges isolées indique en plus la présence de l'**acide nor. stictinique**.

VII. LE MYSTÈRE DE L'ACIDE BARBATOLIQUE. L'ACIDE ALECTORIQUE.

SCHÖPF, HEUCK et DUNTZE (1931) (12) étudiant l'extrait éthéré de 50 Kg « d'*Usnea barbata* » récoltés dans la Forêt Noire, en ont isolé 20 gr. d'une substance isomère de l'acide salazinique (C₁₈H₁₀O₁₀) qu'ils ont appelée **acide barbatolique**. Cet acide fond à 205-207° et développe avec les alcalis une coloration jaune citron. L'expression « *Usnea barbata* » désigne globalement toutes les Usnées à thalle barbu ou chevelu ; la quantité énorme d'individus nécessaires pour constituer une masse de 50 Kg. de Lichens (plus de 20.000 plantes) rend d'ailleurs impossible le contrôle de l'homogénéité de ce matériel ; on a dû récolter en « vrac » toutes les Usnéacées épiphytes sur une grande surface de forêt, et il y en a de nombreuses espèces en Forêt Noire ! Le très faible % d'acide barbatolique obtenu (0,0004 %) indique qu'il n'existait que dans une faible proportion des individus composant le mélange, probablement dans une seule espèce.

(11) B. S. R. Bot. Belg. 77, 1945, 68.

(12) Liebigs Ann. 491, 1931, 220.

Le problème qui se pose est de savoir quelle est cette espèce ? Et il semble qu'on ne pourrait le résoudre qu'en étudiant systématiquement le chimisme de toutes les Usnéacées de la Forêt Noire.

Cependant, en 1939, SUOMINEN (13) a retrouvé l'acide barbatolique chez *Alectoria implexa* récolté en Karélie ; il en résulte que cet acide est identique à l'**acide alectorique** de HESSE (ASAHINA 1940) (14) ; il est fort probable que les 20 gr. d'acide « barbatolique » isolé par SCHOPF et ses collaborateurs provenaient de 1 Kg d'*Alectoria* dilué dans 49 Kgs d'« Usnea » Il n'est toutefois pas impossible qu'on découvre un jour l'acide alectorique (= barbatolique) chez certaines espèces du genre *Usnea*. HESSE (15) l'a d'ailleurs signalé jadis chez *Usnea dasypoga*, mais ici aussi, il doit s'agir d'un mélange avec *Alectoria implexa* ou d'une confusion avec l'acide thamnolique.

La meilleure caractéristique microchimique de l'acide barbatolique est son sel de pyridine (16).

VIII. LE CHIMISME DE *Usnea articulata* HOFFM.

Cette grande espèce si abondante dans les forêts du domaine atlantique, n'a jamais fait l'objet d'une étude chimique quelconque. J'ai pu en étudier quelques échantillons provenant de Bouillon. La médulle présente les réactions suivantes : K—, Aniline + jaune, P + orangé.

L'extrait acétonique à froid contient beaucoup d'acide usninique. En extrayant ensuite à chaud, on obtient un résidu blanc assez abondant qui ne se colore pas par KOH (formation de grandes druses incolores), mais se colore en jaune intense par l'aniline et l'o. toluidine sans formations de cristaux déterminés ; dans le cas de l'o. toluidine, il y a formation lente de trichites brunes formant des arborescences. Il s'agit peut-être là d'une nouvelle substance, mais le manque d'un matériel abondant ne m'a pas permis une étude macrochimique.

IX. ACIDE BARBATINIQUE OU ACIDE DIFFRACTIQUE ? *Usnea ceratina* ACH et *U. longissima* ACH.

En 1880, STENHOUSE et GROVES (17) isolent de *Usnea ceratina* un acide $C_{19}H_{20}O_7$, qu'ils appellent *acide barbatinique*. En 1902, ZOPF (18) confirme la présence de cet acide chez *U. ceratina*, et l'établit chez *U. longissima*. En 1898, HESSE (19) découvre chez *Rhizocarpon geographicum* une substance qu'il appelle *acide rhizonique* ; il en étudie les produits de décomposition, dont l'*acide rhizoninique*. En 1903, il identifie l'acide rhizonique à

(13) *Suomen Kemistilehti* 12, 1939, 26.

(14) *J. Jap. Bot.* 16, 1940, 519.

(15) *J. prakt. Chem.* 68, 1903, 1.

(16) *J. Jap. Bot.* 16, 1940, 521.

(17) *J. Chem. Soc.* 39, 1880, 234.

(18) *Liebigs Ann.* 306, 1902, 59-66.

(19) *Ber.* 31, 1898, 664.

l'acide barbatinique. En 1928, ST PFAU (20) établit la formule de constitution de l'acide rhizoninique, et en déduit celle de l'acide barbatinique. En 1932, ASAHINA et FUSIKAWA (21) isolent de l'espèce japonaise *U. diffracta* un acide *diffractique*, qui est le monométhylether de l'acide barbatinique de ST PFAU ; ASAHINA (22) constate par après que c'est le même acide diffractique qu'on retrouve dans les échantillons européens d'*Usnea ceratina* et *U. longissima*. L'acide barbatinique, tel qu'il a été conçu par ST PFAU, se retrouve chez les *Cladonia* (ASAHINA et FUSIKAWA 1934) (23) ; c'est ce qui avait été appelé par HESSE *acide coccellique*.

On se trouve devant un problème de nomenclature presque inextricable, et on ne comprend pas bien pourquoi on admet aujourd'hui l'expression « acide diffractique » pour désigner ce que STENHOUSE et GROVER avaient nommé sans ambiguïté « acide barbatinique », et pourquoi cette dernière expression, tirée de *Usnea barbata*, est appliquée à des substances élaborées par les *Cladonia*.

L'acide diffractique (= ac. barbatinique de STENHOUSE) est facile à mettre en évidence par son sel de Na et par la forme de ses cristaux dans la solution G E. (ASAHINA) (22). Je l'ai trouvé en très grande abondance ($\pm 5\%$) dans tous les échantillons d'*Usnea ceratina* d'Europe occidentale que j'ai pu étudier. Il est également constant, mais en plus faible proportion, chez *Usnea longissima*.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Voici ce qu'on sait du chimisme des *Usnea* de l'Europe occidentale :

Médulle P+

K + J : acide thamnolique : *U. comosa*, *U. florida*.

K + J : ac. stictinique : *U. rubicunda*.

K + J \rightarrow R : ac. stictinique + ac. norstictinique : *U. intexta*.

K + J \rightarrow R : ac. salazinique (= usnarique) : *U. dasypoga*, *U. cornuta*, *U. Was-muthii*, *U. laricina*.

K — ; Anil. + J : ? : *U. articulata*.

Médulle P—

K — : ac. diffractique : *U. ceratina*, *U. longissima*.

K — : ac. hirtinique ? : *U. hirta*.

Toutes les espèces contiennent de l'acide usninique. Les acides thamnolique et salazinique sont parfois en faible quantité et peuvent passer inaperçus.

Les réactions colorées doivent être faites avec beaucoup de soin.

Université de Bruxelles,
Institut Botanique Léo Errera,
Laboratoire de Botanique systématique
et de Phytogéographie

(20) *Helvet. A. Chim.* 11, 1928, 864.

(21) *Ber.* 65, 1932, 175 et 1668.

(22) *J. Jap. Bot.* 12, 1936, 870-871.

(23) *Ber.* 67, 1934, 1793.

LISTES DES MEMBRES EFFECTIFS DE LA SOCIÉTÉ ROYALE DE BOTANIQUE DE BELGIQUE AU 1^{er} OCTOBRE 1947

- 1933. AERNOOTS, Régina (M^{lle}), pharmacienne, 43, Lange Gasthuisstraat, Anvers.
- 1942. ANSIAUX, J., ingénieur agronome, 22, rue du Monastère, Bruxelles.
- 1920. AUBERT, Marie (M^{lle}), inspectrice honoraire des Écoles normales, 17, avenue Jeanne, Ixelles.
- 1938. AUTOME, M., professeur, 48, avenue des Sept Bonniers, Uccle.
- 1931. BALLE, Simone (M^{lle}), 58, rue Frédéricq Pelletier, Schaerbeek.
- 1910. BARZIN, Jeanne (M^{lle}), directrice d'école, 39, rue Emmanuel Van Driessche, Ixelles.
- 1939. BASTIN, René, chimiste-micrographe au Laboratoire du Congo belge, 76a, rue d'Ophem, Tervueren.
- 1912. BEELI, M., mycologue, 33, rue Berckmans, Saint-Gilles (Bruxelles).
- 1943. BERNARD, E., licencié en sciences physiques et mathématiques, Yangambi-Inéac Congo Belge.
- 1920. BOON, F., négociant, 17, marché au Poisson, Louvain.
- 1920. BOUILLENNE, R., professeur à l'Université, directeur de l'Institut Botanique, 3, rue Fusch, Liège.
- 1944. BOUTIQUE, Raym., ingénieur agricole, 33, avenue du Duc Jean, Ganshoren-Bruxelles.
- 1946. BRANKAER, Jacques, 190, rue Obberg, Wemmel-Bruxelles.
- 1945. BRISON, M^{me}, 52, rue Mont Rose, Bruxelles 3.
- 1946. BRUART, Marc., pharmacien, 13, rue J. Wauters, La Louvière.
- 1923. BUCHET, P., professeur à l'Athénée Royal, 44, rue du Fort, Charleroi.
- 1927. BUXANT, Fern., professeur à l'Athénée Royal, 39, Rive Droite du Canal, Mons.
- 1939. CALLENS, M. H. (Rév. Père), Mission Catholique, Kisantu, Congo Belge.
- 1935. CASTAGNE, Ém., ingénieur chimiste agricole, Laboratoire de Recherches chimiques du Ministère des Colonies, Tervueren.
- 1929. Cercle des Naturalistes belges, 22a, place de l'Industrie, Bruxelles.
- 1929. Cercle des Naturalistes de Charleroi, 117, chaussée de Charleroi, Montignies s/ Sambre (Hainaut).
- 1892. CHARLET, Alf., greffier en chef honoraire, Vierset-Barse (prov. de Liège).
- 1945. CHARLIER, Marc, étudiant, 2, rue de la Pacification, St. Josse-Bruxelles.

1937. COBUT, J., professeur d'École normale, rue Campagne de Slar, 137, Stembert-Verviers.
1929. COLLAER, P., professeur à l'Athénée Royal, 28, avenue Émile Duray, Ixelles.
1931. COLMANT, Germ. (M^{lle}), docteur en sciences, 6, rue Omer Lepreux, Koekelberg-Bruxelles.
1920. CONARD, A., professeur à l'Université, 1850, chaussée de Wavre, Auderghem-Bruxelles.
1941. CONARD, Vic., 1850, chaussée de Wavre, Auderghem-Bruxelles.
1927. CORNIL, Gast., régent à l'École moyenne de Philippeville (Namur).
1920. CULOT, A., docteur en médecine, 117, chaussée de Charleroi, Montignies-sur-Sambre (Hainaut).
1932. DAMBLON, J., 22, rue de Namur, Liège.
1927. D'ANSEBOURG, Vic. (Comte), château d'Assenois par Lavaux (prov. de Luxembourg).
1939. DARIMONT, Fred., assistant de Botanique systématique à l'Université de Liège, 92, rue des Fontaines, Vottem (Liège).
1944. DECOUX, Louis, directeur de l'Institut belge pour l'Amélioration de la Betterave, 35, rue du Moulin, Tirlemont.
1920. DE DECKER, M., chimiste, 4, rue Minkelers, Anvers.
1930. DE GEEST, Berthe (M^{lle}), docteur en sciences naturelles, 36, avenue de l'Université, Ixelles.
1925. DE GRAEF, Rich., avoué, 47, avenue Britannique, Anvers.
1943. DELACUVELLERIE, Luce (M^{lle}), licenciée en sciences géographiques, 28, Avenue Albert Jonnart, Woluwe Saint-Lambert.
1946. DELHAYE, Rob., 46, chemin de l'Escalette, Tournai.
1921. DE LITARDIÈRE, R., professeur à la Faculté des Sciences de Grenoble, Isère (France).
1943. DELNOOZ, Eug., 2, Place de l'Hôtel de Ville, Herve.
1944. DELVOSALLE, L., docteur en Médecine, 135, avenue de Kersbeek, Forest.
1933. DEMARET, Fern., Conservateur au Jardin botanique de l'État, 236, rue Royale, Bruxelles 3.
1946. Department of Botany, University, Oxford. (Angleterre).
1936. DE POERCK, Roger, 5, avenue Reine Elisabeth, Bruges.
1927. DESGUIN, Ém., docteur en médecine, 141, rue du Midi, Bruxelles.
1943. DEUZE, Paul, licencié en sciences botaniques, 79, rue de Cointe, Liège.
1920. DE WITTE, Gast., conservateur au Musée colonial de Tervueren, 203, avenue de la Chasse, Etterbeek-Bruxelles.
1946. DE WYNGAERT, Charles, 299, avenue Georges Henri, Woluwe Saint-Lambert.
1946. DOUMONT, L., 22, rue de Vedrin, Namur.
1925. DROPSY, G. (Rév. Abbé), professeur de sciences, 26, rue de Ligne, Heverlé-Louvain.
1937. DRUËT, J., instituteur, 42, rue Lecompte, Dampremy (Hainaut).
1919. DUPRÉEL, E., professeur à l'Université, 46, avenue Maurice, Ixelles.
1937. DUCUESNE, Georg., professeur à l'Athénée, 91, rue de Virelles, Chimay.
1934. DUVIGNEAUD, P., assistant à l'Université, 100, rue des Atrébates, Etterbeek-Bruxelles.

1940. DUVIGNEAUD-BLÉRET, L. (M^{me}), 100, rue des Atrébates, Etterbeek-Bruxelles.
1947. DUVIGNEAUD, J., régent, 8, rue de la Sambre, Marchienne-au-Pont.
1943. ERNOULD, Louis, ingénieur agronome, 13, rue Élisabeth, Gembloux.
1926. ESTIENNE, V., professeur à l'Université, Institut Carnoy, 36, rue Léopold, Louvain.
1919. EUSÈBE, Marc. (Rév. Frère), professeur à l'École normale, Institut Saint-Berthuin, Malonne (Namur).
1941. EVENS, Fr., 17, Krijgslaan, Gand.
1944. FASSEAUX, Willy, licencié en Sciences commerciales et financières, 37, rue de Serbie, S^t Gilles-Bruxelles.
1946. FAUCONNIER, Jean, étudiant, 130, chaussée de Waterloo, Bruxelles.
1929. FERDINAND, (Rév. Frère), professeur à l'École normale, 198, rue Terre-Neuve Bruxelles.
1921. FERRAND, M., ingénieur agronome, 1, rue Littré, Paris.
1934. FILS, Gabrielle (M^{lle}), 21, rue Le Tintoret, Bruxelles.
1943. FLON, G., licencié en sciences chimiques, 5, rue de l'Avocette, Watermael-Boitsfort.
1935. FOUARGE, M., professeur à l'Athénée Royal, 5, rue Bois l'Évêque, Liège.
1938. FOUSS, Edm., professeur à l'École normale, rue des Coloniaux, Virton (Prov. de Luxembourg).
1932. FRANCHOMME, F. (M^{me}), 33, rue Montoyer, Bruxelles.
1942. FRISON, E. (M^{me}), 62, rue J. Dillens, Anvers.
1907. FRITSCHÉ, Emma (M^{lle}), professeur honoraire d'Athénée et d'École normale de l'État, 216, rue de la Verrerie, Beauséjour, Seraing (Liège).
1941. FRÖSCHEL, Paul, docteur en Sciences, Laboratoire Prof. J. Massart, 11, Casino plein, Gand.
1943. GEORLETTE, René, ingénieur agronome, A77, Putte-lez-Malines.
1943. GEVERS, Ém., professeur, 75, Rowelsche steenweg, Oosthoven (Turnhout).
1940. GHYSSELS, Vic., 60, Citadellaan, Gand.
1944. GILLES, André, 13, rue Becquet, Salzinnes (Namur).
1947. GILLARD André, ing. agronome, rue Baudeloo, 9, Gand.
1947. GILS Auguste, prof. sciences Éc. Norm. Ch. Buls, rue J. Vandervleet 17, Jette.
1891. Goffart, J., professeur honoraire d'Athénée Royal, 53, rue Ambiorix, Liège.
1935. GOOSSENS-FONTANA, M. (M^{me}), correspondante du Jardin botanique de l'État, plantations de Panzi, C. A. F. C. O. Boite postale 184, Bukavu, (Congo Belge).
1929. GREMLING, G. (M^{lle}), professeur à l'École normale, 43, avenue de la Fauconnerie, Boitsfort-Bruxelles.
1933. GREVENS, Walt., régent à la section d'Athénée, 20, rue du Cardinal Mercier, Diest.
1920. HANNEVART, Germ. (M^{lle}), professeur au Lycée, 109, rue Général Gratry, Schaerbeek-Bruxelles.
1938. HANSSENS, J. B., bibliothécaire au Ministère de l'Agriculture, 624, chaussée d'Alsemberg, Uccle.
1914. HAUMAN, L., professeur à l'Université, 19, avenue de l'Hippodrome, Ixelles.
1934. HEINEMANN, Paul, 26, rue J. W. Wilson, Bruxelles 4.
1936. HENDRICKX, Fr., ingénieur des Industries agricoles, licencié en sciences botaniques, Inéac, Mulungu-Kivu (Congo Belge).
1935. HENIN, Henri, comptable, 101, rue Grégoire Chapuis, Seraing.

1935. HENRARD, P. (Rév. Père), docteur en sciences, professeur au Collège N. D. de la Paix, 59, rue de Bruxelles, Namur.
1911. HERTOGHE, Luc, docteur en médecine, 10, chaussée de Malines, Anvers.
1943. HIRSCH, Eug., docteur en sciences mathématiques, 126, Boulevard du Jubilé, Bruxelles.
1924. HOCQUETTE, Maur., professeur à la Faculté des Sciences de l'Université, Directeur de l'Institut d'essais de semences et de recherches agricoles, 20, place Jeanne d'Arc, Lille (Nord, France).
1943. HOLM, P., docteur en médecine, 10, rue Longue d'Argile, Anvers.
1926. HOMÈS, Marc., professeur à l'Université, 74, rue Ernest Salu, Bruxelles 2.
1923. HOSTIE Émile, négociant, 37-39, rue de la Princesse, Anvers.
1907. HOUZEAU DE LEHAIE, Jean, 3, rue Nestor Lehon, Saint-Symphorien, Mons.
1934. IMLER, Louis, mycologue, 117, Paalstraat, Schoten (Anvers).
1925. JACQUES, Jos., pharmacien, Laboratoire d'analyse agréé par l'État, Thimister-Clermont (prov. de Liège).
1927. JEENER-MASSART, H. (M^{me}), docteur en sciences, 81, avenue des Frères Goemaere, Auderghem-Bruxelles.
1912. KORT, A., directeur de la Société Anonyme Horticole, Calmpthout.
1933. KRAENTZEL, Georg. (M^{lle}), docteur en sciences, 123, rue Froissart, Bruxelles 4.
1908. KUFFERATH, Hyb., directeur du Laboratoire intercommunal bactériologique, 20, rue Joseph II, Bruxelles.
1945. LAMBERT, J., Ingénieur agronome, 102, rue d'Espagne, Roulers.
1929. LAROSE, E., directeur de la Station d'Amélioration des plantes de l'État, 47, avenue des Combattants, Gembloux.
1919. LATHOUWERS, Vic., professeur émérite à l'Institut agronomique de l'État, 125, avenue de Brocqueville, Bruxelles. 4.
1946. LATOUR, Jean-Marie, 408, avenue Rogier, Schaerbeek-Bruxelles.
1943. LAWALRÉE, André, 24, rue Verhaeghen, Louvain.
1923. LEBRUN, J., Inéac, 14, rue aux Laines, Bruxelles.
1931. LECLERCQ, Suz. (M^{lle}), professeur à l'Université, 96, rue de Hesbaye, Liège.
1944. LECRENIER, Adolphe, professeur à l'Institut agronomique de l'État, 49, avenue des Combattants, Gembloux.
1912. LEFEBVRE-GIRON, A. (M^{me}), 5, avenue d'Hougoumont, Uccle 3.
1945. LEGRAIN, (Rév. Abbé), Curé à Mirwart, par Grupont (Luxembourg).
1929. LEJOUR, A., (M^{lle}), professeur à l'École normale, 43, avenue de la Fauconnerie, Boitsfort-Bruxelles.
1934. LEQUIME, Pierre, docteur en médecine, 85, rue Berckmans, Bruxelles 4.
1938. LEQUIME-GLORIE, Sim. (M^{me}), 85, rue Berckmans, Bruxelles 4.
1941. LÉONARD, Jean, Division de Botanique, Inéac, Yangambi (Congo Belge).
1937. LEROY, Vic., directeur au Ministère des Colonies, 10, rue des Bollandistes, Etterbeek-Bruxelles.
1920. LESENT, Alice (M^{lle}), professeur au cours d'éducation A et B, 62, rue des Tirailleurs, Saint-Gilles, Bruxelles.
1943. LOUIS, Arm. (Rév. Abbé), professeur de sciences naturelles, 6, Baille le fer, Malines.
1932. MANIL, Paul, chargé de cours à l'Institut agronomique de l'État, 30, chaussée de Tirlemont, Gembloux.

1944. MAQUET-LAVAL, L., professeur à l'École Technique, chaussée de Liège, Huy.
1801. MARCHAL, Ém., professeur émérite à l'Institut agronomique de l'État, 125, avenue de Brocqueville, Bruxelles 4.
1924. MARÉCHAL, Arth., directeur honoraire d'école, 57, rue des Éburons, Liège.
1944. MARIQUE, R., docteur en médecine, 31, chaussée de Liège, Huy.
1941. MARLIER, G., docteur en sciences zoologiques, 114, rue du Pinson, Boitsfort-Bruxelles.
1937. MARLIER-SPIRLET, M. L. (M^{me}), 114, rue du Pinson, Boitsfort-Bruxelles.
1923. MARTENS, Pierre, professeur à l'Université, 23, rue Marie-Thérèse, Louvain.
1893. MATAGNE, H., docteur en médecine, 71, rue Rogier, Namur.
1938. MATON, J., 24, rue des Peignes, Gand.
1944. MOLLE, M., étudiant, 67, rue de la Réforme, Bruxelles.
1925. MONOYER, Arm., professeur à l'Université, 3, rue Fusch, Liège.
1938. MOORTGAT, R., 56, Schoolstraat, St. Amandsberg (Gent).
1934. MOULAERT, Berthe (M^{lle}), 15, avenue Coghen, Uccle.
1936. MOUREAU, J., Inéac, Bambesa (Buta), Congo Belge.
1944. MULLENDERS, Will., I. N. E. A. C., Boite Postale 976, Élisabethville (Congo Belge).
1938. MULLER, Camille (Rév. Abbé), professeur à l'Université, Institut Carnoy, 24, rue du Canal, Louvain.
1920. NAVEAU, Vict., naturaliste, 272, Longue rue des Images, Anvers.
1933. NIHOUL, Marc., docteur en sciences, professeur d'Athenée, 3, rue de la Limite, Ans-lez-Liège.
1946. NOËL, Raym., 42, chaussée des Forges, Huy.
1945. NOIRFALIZE, A., ingénieur agronome, licencié en Sciences naturelles, 13, rue Herreweghe, Jette-Bruxelles.
1946. OEDENHOVEN, Th. (M^{lle}), 39, avenue des Princes Brabançons, Watermael-Boitsfort.
1922. ORMAN, Ém. (Rév. Chanoine), professeur à l'Université, 26, rue du Canal, Louvain.
1939. PANNEELS, Fr., 70, rue de Lessines, Bruxelles.
1947. PEETERS, Édouard (abbé), professeur au Collège épiscopal de Gheel.
1943. PERILLEUX, Hugo (Rév. Abbé), professeur de Sciences naturelles, Petit Séminaire, Saint-Trond.
1933. PERSY, Jean, Schoonhoven, Aerschot (Brabant).
1934. PETRICK, Lucien, professeur à l'Athenée royal, 7, avenue du Sacré-Cœur, Ostende.
1943. PIERROT, E., 26, rue P. Houillon, Athus.
1945. PIGNEUR, Hect. (Rév. Abbé), professeur au Petit Séminaire, Floreffe.
1947. PIRARD, Nelly (M^{lle}), licenciée en sciences, professeur au Lycée de Mons, 69, rue des Archers, Bruxelles.
1944. PIRSOUL, Fern., rue du Condroz, Ciney.
1940. PURNAL-HARDY, E. (M^{me}), Devant le Pont, Visé.
1930. QUARRÉ, P., ingénieur agricole, botaniste, 17, rue de la Grosse Tour, Bruxelles.
1946. RAMAUT, Jean, 34, rue Pasteur, Ans (Liège).
1932. REMACLE, G., directeur de l'École Normale de l'État, Virton.
1946. RINGOET, Arth., Ingénieur chimiste, Licencié en sciences botaniques, 468, Groote Steenweg, Berchem-Anvers.

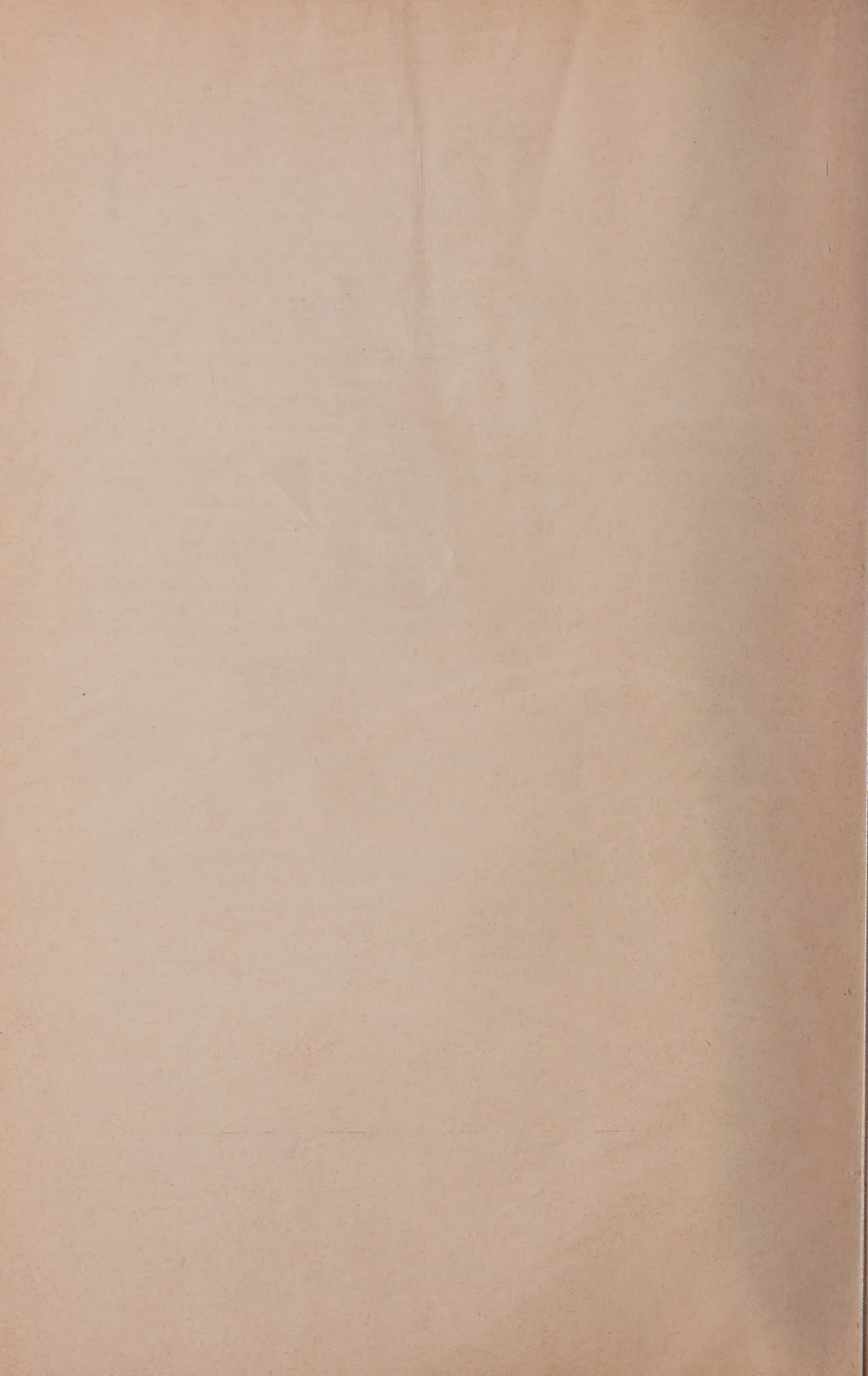
1926. ROBIJN, G., assistant à l'Institut Pasteur, 88, rue des Garennes, Boitsfort.
1923. ROBYNS, Walter, Directeur du Jardin botanique de l'État, Professeur à l'Université, 56, rue des Joyeuses Entrées, Louvain.
1942. ROLAND, Georg., assistant à la Station de Phytopathologie de l'État, 11, rue de la Vôte, Gembloux.
1927. ROUSSEAU, Désiré, professeur à l'Athénée royal, 50, avenue des Sept Bonniers, Uccle.
1911. SIMON, Maur., ingénieur agronome, 70, Boulevard Vinckenbosch, Tirlemont.
1946. SIRONVAL, Cyr., 172, rue des Vennes, Liège.
1942. SLADDEL, G., 65, rue des Floralies, Woluwe Saint-Lambert.
1912. SMETS, G., professeur à l'Université, 51, rue des Bollandistes, Etterbeek-Bruxelles.
1937. Société nversoise de Micrographie, 129, avenue de Margrave, Anvers.
1929. Société Botanique de Liège, Institut de Botanique de l'Université de et à Liège, 3, rue Fusch.
1943. SOENEN, Alb., ingénieur chimiste agricole, 20, rue de la Station, Saint-Trond.
1945. SOUGNEZ, Nic., ingénieur agronome, 229-231, rue Pisseroule, Dison-Verviers.
1930. SOYER-POSKIN (M^{me}), station de l'Inéac. Élisabethville. Katanga (Congo Belge).
1926. STANER, Pierre, docteur en sciences, Directeur au Ministère des Colonies, 4, avenue du Château, Tervueren (Brabant).
1927. STEYAERT, R., mycologiste, 50, rue Père Dedeken, Bruxelles 4.
1926. STOCKMANS, F., conservateur au Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, 31, rue Vautier, Bruxelles.
1944. SUPPLY, Jos., pharmacien, 4, Zwevegemstraat, Courtrai.
1941. SYMOENS, J. J., étudiant, 69, rue Saint-Quentin, Bruxelles 4.
1942. TATON, Aug., ingénieur agronome colonial, Station de Nioka, Ituri (Congo Belge).
1946. THIERNESSE, Louis, 27, rue Général Jacques, Vaux sous-Chèvremont.
1946. THILLY, Josiane, étudiante, 219, Boulevard Léopold II, Bruxelles.
1946. THOMAS, André, 41, avenue de Gaulle, La Hulpe.
1944. THUET, A., 67, rue de la Concorde, Gand.
1920. TITS, D., directeur de l'Instruction publique de la Ville de Bruxelles, 109, avenue Coghen, Uccle.
1945. TOURNAY, Rol., 59, rue du Progrès, Boussu-Mons.
1942. TOUSSAINT, Léon, ingénieur agronome, Luki, Mayumbe (Congo Belge).
1946. TROUPIN, Georges, Conservateur adjoint au Jardin botanique de l'État, 236 rue Royale, Bruxelles.
1937. UYTTEBROEK, G. (M^{me}), 9, rue Emmanuel Van Driessche, Bruxelles.
1946. UYTTEBROEK, W., Docteur en sciences, 1485, chaussée de Waterloo, Uccle.
1933. VAN AERDSCHOR, Eug., chef préparateur au Jardin botanique de l'État, 21, rue Henri Staquet, Bruxelles 3.
1946. VAN BAETEN, José, 'ten Zonnenhuyze, Parc Reine Astrid, Courtrai.
1940. VANIEN BERGHEN, C., régent, 65, avenue Jean Dubrucq, Molenbeek-St. Jean.
1912. VANDERLINDEN, E., météorologiste à l'Institut royal météorologique de Belgique, 1026, chaussée de Waterloo, Uccle.
1932. VANDERWALLE, Roger, directeur de la Station de Phytopathologie de l'État, 5, rue Léopold, Gembloux.
1940. VANDEVYVERE, P., pharmacien, 39, rue Haute, Bruges.
1945. VAN FRAYENHOVEN, Hub., droguiste, 38, chaussée de Haecht, Bruxelles 3.

1927. VAN HOETER, Fréd., 61, rue Saint-Quentin, Bruxelles.
1935. VAN MEEL, Ludo, assistant au Jardin botanique, 5, avenue Struitsbeek, Wilrijk-Anvers.
1922. VAN OP DEN BOSCH, Jeanne (M^{lle}), régente, 169, rue Berkendael, Ixelles.
1922. VAN OYE, Paul, professeur à l'Université, 30, boulevard Saint-Liévin, Gand.
1947. VAN ROYE, H., receveur d'Enregistrement, 5, rue de la Station, Heule.
1947. VAN SCHOOR, Germ. (M^{lle}), docteur en Sciences naturelles, 52, avenue Maréchal Foch, Schaerbeek-Bruxelles.
1924. VAN STRAELEN-POIRIER, L. (M^{me}), 7, avenue Géo Bernier, Ixelles.
1930. VANWIJNGAERDEN, A., directeur de l'École d'Horticulture de l'État, Vilvorde.
1944. VER ECKE, A., Lieutenant Général retraité, 29, Helena Thyslei, Brasschaet.
1938. VERLEYEN, Ém., J. B., professeur à l'Université Coloniale, directeur du Service des Plantations et du Jardin botanique de la ville, 24, rue Léopold, Anvers.
1925. VERPLANCKE, G., professeur à l'Université, 31, Ledeganckstraat, Gand.
1920. VLEMINCK, A., professeur à l'Athénée communal de Schaerbeek, 60, rue des Hêtres, Linkebeek (Brabant).
1942. WAGEMANS, Jean, ingénieur des eaux et forêts, Inéac, Yangambi (Congo Belge).
1943. WIAME, Jean, docteur en sciences, professeur à l'Institut national de Fermentations, 608, chaussée de Ninove, Bruxelles.
1943. WILLAM, André, assistant de botanique à l'Université, avenue Laboule, Tilff (Liège).
1941. WOUTERS, W., ingénieur agronome colonial, Inéac, Gandajika (Congo Belge)

TABLE DES MATIÈRES

du tome LXXIX.

Assemblée générale du 3 février 1946	5
M. M. HOMÈS. — Toxicité, antagonisme et perméabilité	9
M ^{lle} E. FRITSCHÉ. — <i>Sagine procumbens</i> L. Organographie et Écologie ..	27
M. C. VANDER BERGHEN. — Sur quelques Hépatiques	33
Séance du 5 mai 1946	39
Séance extraordinaire de la société tenue le 5 juin 1946 à Liège	41
Séance du 13 octobre 1946	42
M. P. MARTENS. — Sur quelques formes sporangiales et parasporangiales chez les Fougères	45
M. C. SIRONVAL. — Expériences sur les stades de développement de la forme filamenteuse de <i>Funaria hygrometrica</i> L. en culture	48
M. P. DEUSE. — Tubérisation et auxine	79
Séance du 1 ^{er} décembre 1946	95
G. TROUPIN. — Étude de la croissance et de la sexualité de <i>Mercurialis</i> <i>annua</i> L.	96
M. C. VANDEN BERGHEN. — Un site à défendre, le « Liereman » à Vieux Turnhout	100
F. DARIMONT et A. MARÉCHAL. — Compte rendu de l'herborisation an- nuelle de la société, les 15 et 16 juin 1946 dans les environs de Liège	111
M. P. DUVIGNEAUD. — Remarques sur la végétation des pannes	123
M. P. DUVIGNEAUD. — Études sur le genre <i>Usnea</i>	141
Liste des membres effectifs de la Société Royale de Botanique de Belgique, au 1 ^{er} octobre 1947	148



*Prière d'adresser les envois de livres, bulletins, etc., pour la
Société Royale de Botanique de Belgique à l'adresse ci-après :*

BIBLIOTHEQUE
de la Société Royale de Botanique de Belgique

SIÈGE SOCIAL : JARDIN BOTANIQUE DE L'ÉTAT

236, rue Royale

BRUXELLES-BELGIQUE

